adansonia

1997 • 19 (1)

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

adansonia fait suite, avec la même tomaison,
au Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,
4e série, section B, Adansonia, botanique, phytochimie.

Abonnements pour l'année 1997 (prix HT)
Annual subscription rates 1997 (excluding VAT)

Abonnement général / *General subscription* : 1 800 FF
zoosystema : 800 FF
adansonia : 500 FF
geodiversitas : 800 FF

adansonia peut être obtenu par voie d'échange.
Pour toutes informations s'adresser à :
adansonia *may be obtained on an exchange basis.*
For further information please write to :

Service des périodiques et des échanges de la
Bibliothèque centrale du Muséum national
d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 36 41
Fax : (33) 01 40 79 36 56

adansonia

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

Adansonia, un renouveau

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, fondé en 1895, vient d'avoir cent ans. À cette occasion, il a été décidé de le rénover en actualisant sa présentation et en dissociant les trois sections qui le composent, auxquelles ont été attribués de nouveaux titres : *Zoosystema* pour la section A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), *Adansonia* pour la section B (Botanique, Phytochimie) et *Geodiversitas* pour la section C (Sciences de la Terre). Pour chacune de ces trois revues un Comité scientifique international, chargé d'assister et de conseiller un Rédacteur en chef, a été constitué.

En réalité, le titre *Adansonia* qui fait revivre le nom du célèbre botaniste français ADANSON, n'est pas une nouveauté. C'est sous le nom d'*Adansonia* que le grand systématicien Henri BAILLON publia, de septembre 1860 à décembre 1879, un ensemble de 12 volumes consacrés à la systématique. C'est aussi sous le titre d'*Adansonia*, Nouvelle Série, que André AUBRÉVILLE fonda, en 1960, une nouvelle revue destinée à prendre le relais des *Notulae Systematicae*, laquelle avait pour rôle, depuis 1909, de diffuser les recherches botaniques poursuivies à l'Herbier du Muséum national de Paris. À partir de 1981, *Adansonia* a dû renoncer, au moins formellement, à son identité et est devenu le sous-titre de la section B du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, à la suite de la fusion de ces deux revues. Aujourd'hui, *Adansonia* poursuit sa route sous la forme d'une 3e série publiée dans le cadre des Éditions scientifiques du Muséum de Paris. *Adansonia*, sér. 3, fait donc suite au *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e série, section B, Adansonia, botanique, phytochimie*, dont la tomaison a été conservée.

Adansonia continuera, comme par le passé, à rendre compte des résultats de la recherche sur les plantes vasculaires, en privilégiant l'inventaire, l'analyse et l'interprétation de la biodiversité végétale. Ses colonnes sont donc ouvertes à tous les chercheurs qui souhaitent publier des travaux originaux dans ces domaines : depuis les descriptions de nouveaux taxons, jusqu'aux études phylogénétiques et biogéographiques. Le nombre de pages par article, s'il est justifié, ne sera pas limité afin de laisser plus de liberté aux auteurs.

La revue *Adansonia* est actuellement diffusée dans 83 pays. La plupart des Instituts français et étrangers la reçoivent, soit en échange par le biais de la Bibliothèque Centrale ou du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, soit par abonnement. Les efforts accomplis pour le rénover devraient répondre aux attentes des botanistes nationaux et internationaux et nous espérons que ceux-ci continueront à lui accorder toute leur confiance.

Joël JÉRÉMIE

Le genre *Cunonia* (Cunoniaceae) en Nouvelle-Calédonie. Description de cinq espèces nouvelles

Ruurd D. HOOGLAND†, Joël JÉRÉMIE & Helen C.F. HOPKINS
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
jeremie@mnhn.fr

MOTS CLÉS
Cunonia,
Cunoniaceae,
Nouvelle-Calédonie.

RÉSUMÉ
Cinq nouvelles espèces de *Cunonia* de Nouvelle-Calédonie sont décrites et illustrées, les types d'inflorescences observés dans le genre sont présentés et une clé de détermination de toutes les espèces néo-calédoniennes est proposée.

KEY WORDS
Cunonia,
Cunoniaceae,
New Caledonia.

ABSTRACT
Five new species of *Cunonia* from New Caledonia are described and illustrated, the inflorescence types found in the genus are presented and a key to all of the species in New Caledonia is provided.

Tel qu'il est actuellement circonscrit, le genre *Cunonia* renferme 24 espèces (HOOGLAND, ms. à P). *Cunonia capensis* L., le type du genre, est un taxon du Sud de l'Afrique tandis que toutes les autres espèces sont endémiques de Nouvelle-Calédonie. Dans son catalogue de la flore de la Nouvelle-Calédonie, GUILLAUMIN (1948) n'en citait que 16 ; depuis, plusieurs autres ont été reconnues grâce à l'examen des nombreuses collections récentes. Les types d'inflorescences observés dans le genre, ainsi qu'une clé de détermination de toutes les espèces néo-calédoniennes, sont présentés et cinq nouvelles espèces sont décrites.

Les fleurs de *Cunonia*, comme celles de *Weinmannia* et de *Geissois*, sont arrangées en pseudo-grappes ou en pseudo-épis (fleurs sessiles) ; elles sont disposées irrégulièrement (pas en spirale comme dans les vrais grappes ou épis) et s'ouvrent ± simultanément (pas en séquence acropétale). C'est seulement chez *C. linearisepala* qu'il est possible d'observer une gradation de la floraison de la base vers le sommet de l'inflorescence ; toutefois, cette gradation est beaucoup plus rapide que dans les vraies grappes.

La disposition des pseudo-grappes par rapport aux parties végétatives constitue un caractère spécifique important chez les *Cunonia*. Généralement on trouve à chaque nœud fertile deux inflorescences opposées équivalentes. Les types suivants peuvent être distingués (Fig. 1) :

Type 1. — Les deux pseudo-grappes se trouvent aux aisselles de deux feuilles opposées bien développées sur un rameau typique. Il n'y a pas d'ordre apparent quant à la succession ou au groupement de nœuds fertiles et stériles. Ce type se trouve chez *C. capensis* et en Nouvelle-Calédonie chez *C. bullata* et *C. macrophylla*.

Type 2. — Les deux pseudo-grappes se trouvent, sur un rameau typique, aux aisselles de deux feuilles opposées de taille très réduite (rudimentaires) ou même absentes, dont les stipules interpétiolaires connées, caduques, sont bien développées. Chez les espèces de ce type (*C. balansae*, *C. montana*, *C. rotundifolia*, *C. schinziana*) les nœuds fertiles succèdent, sans ordre apparent, aux nœuds végétatifs. Dans ces deux premiers cas, on ne trouve aucune paire d'écailles, feuilles rudimentaires, ou stipules rudimentaires à la base de l'inflorescence sur le pédoncule.

Type 3. — Dans le cas le plus fréquent, « type *C. purpurea* », on trouve deux pseudo-grappes opposées au deuxième nœud d'un rameau axillaire à l'aisselle d'une feuille bien développée. Chez tous les *Cunonia* les rameaux axillaires, végétatifs ou fertiles, paraissent ne porter, au premier nœud, qu'une paire de stipules opposées, fréquemment soudées en un anneau, sans trace de feuilles (excepté, bien entendu, dans les inflorescences des deux premiers types). Dans les inflorescences du « type *C. purpurea* » on trouve au deuxième nœud une paire de stipules « interpétiolaires » (généralement un peu moins épaisses et à pubescence moins dense que les stipules associées aux feuilles bien développées) caduques, une paire de feuilles rudimentaires, c'est-à-dire très petites à structure presque amorphe, caduques, et à l'aisselle de chacune d'elles une pseudo-grappe. Le rameau se poursuit au-dessus de ce nœud mais le bouton apical ne se développe qu'à la fin de la fructification ou après.

Type 4. — Chez *C. aoupiniensis* seulement, on trouve la combinaison des types 2 et 3 : un nœud avec deux feuilles bien développées, aux aisselles desquelles se trouvent deux inflorescences du « type *C. purpurea* », suivi d'un nœud à feuilles rudimentaires axillant chacune une pseudo-grappe simple.

Type 5. — Chez *C. schinziana*, dont la plupart des inflorescences sont du type 2, on observe quelques branches axillaires portant deux pseudo-grappes associées aux stipules du premier nœud.

Type 6. — Chez *C. purpurea* deux cas exceptionnels ont été relevés : a) pseudo-grappes portant une seule branche latérale près de la base ; b) inflorescences avec une troisième pseudo-grappe, un peu moins longue que les latérales, remplaçant le rameau apical normalement terminé par un bourgeon végétatif dormant.

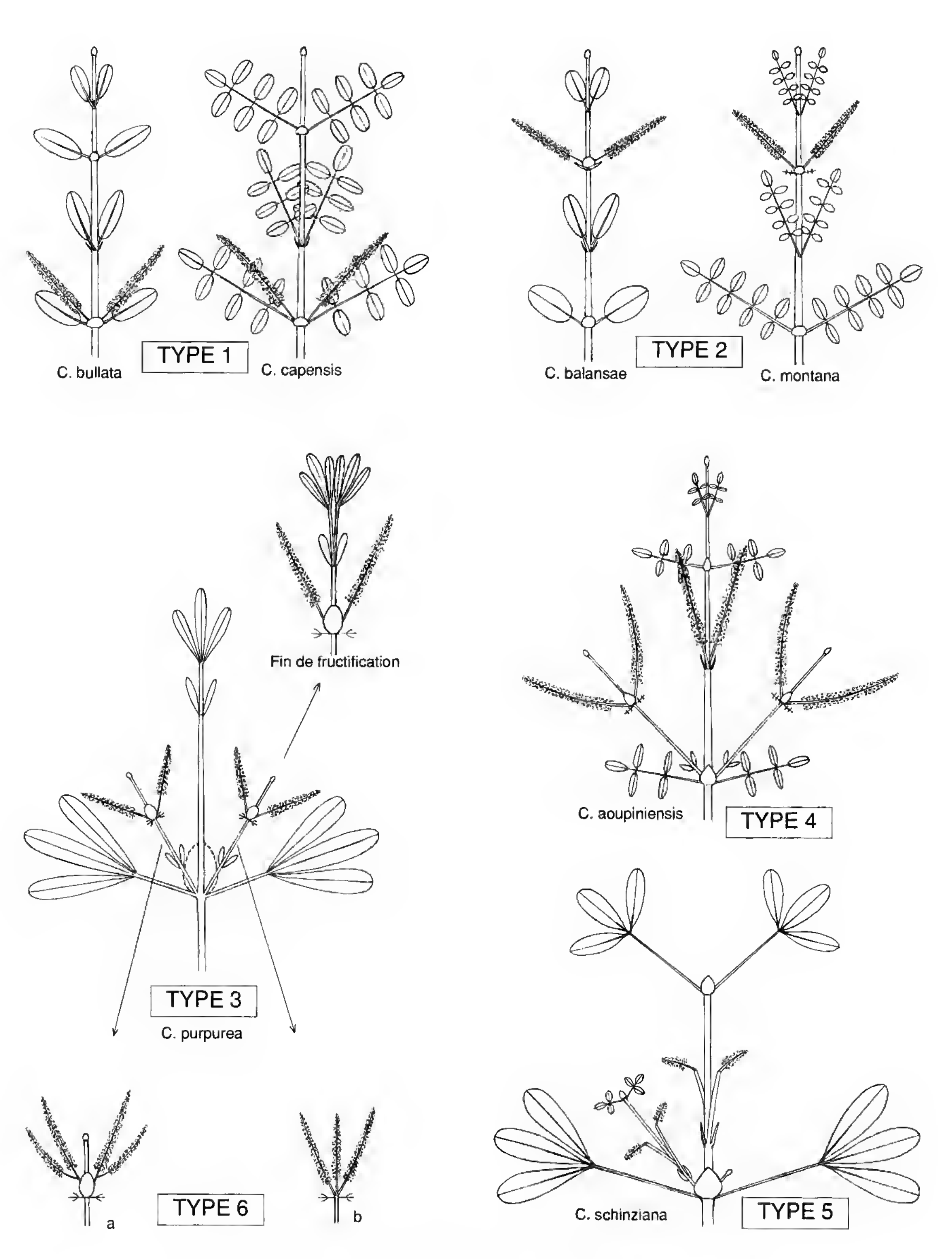


Fig. 1. — Types d'inflorescences observés chez les différentes espèces de ***Cunonia.***

Clé des espèces

1. Feuilles (presque) toutes simples (unifoliolées), parfois avec quelques feuilles trifoliolées entremêlées 2
1'. Feuilles (presque) toutes composées, parfois avec quelques feuilles simples (unifoliolées) entremêlées 7
2. Feuilles très bullées, abondamment laineuses couleur de rouille en dessous, pétiolées. Inflorescences en pseudo-épis (fleurs sessiles) axillaires, en paires opposées .... **C. bullata** Brongn. & Gris
2'. Feuilles non ou seulement à peine bullées 3
3. Feuilles adultes à revêtement dense apprimé soyeux couvrant complètement la face inférieure, presque sessiles (pétiole 1 mm au plus). Inflorescences en pseudo-grappes axillaire, en paires opposées ; fleurs à pédicelles nettement recourbés .... **C. rotundifolia** Däniker
3'. Feuilles adultes à face inférieure glabre ou à poils clairsemés formant un revêtement ouvert 4
4. Inflorescences en pseudo-grappes simples, axillaires, généralement en paires opposées sur des branches portant aussi des feuilles en paires opposées .... **C. balansae** Brongn. & Gris
4'. Inflorescences en pseudo-grappes ou pseudo-épis arrangées d'après le type de *C. purpurea* (cf. Fig. 1) 5
5. Feuilles peu bullées avec les nervures médiane et secondaires saillantes en dessous, à base obtuse, hirsutes à poils ± dressés. Fleurs sessiles ou à pédicelle de moins de 0,5 mm, blanches .... **C. alticola** Guillaumin
5'. Feuilles non bullées, avec les nervures secondaires au plus peu proéminentes en dessous, à base aiguë décurrente, à poils ± apprimés. Fleurs rouges ou pourpres (rarement blanchâtres) 6
6. Stipules strigueuses-hirsutes en dessous. Fleurs à pédicelle long de 0,3-1 mm. Ovules (4-)6-10(-12) par loge. La plupart des sépales persistants sur le fruit à maturité ..... **C. atrorubens** Schltr.
6'. Stipules abondamment soyeuses en dessous. Fleurs à pédicelle long de 1,2-5 mm. Ovules 14-16 par loge. Fruit mûr à sépales caducs .... **C. purpurea** Brongn. & Gris
7. Pistil glabre ; valves du fruit glabres 8
7'. Pistil poilu ; valves du fruit poilues 21
8. Stipules glabres (ou presque glabres) en dessous 9
8'. Stipules poilues en dessous 17
9. Feuilles sessiles à folioles sessiles obovées-cunéiformes de moins de 2,5 cm de longueur. Inflorescences du type de *C. purpurea*, courtes, de moins de 2,5 cm de longueur (y compris le pédoncule) .. .. **C. pseudoverticillata** Guillaumin
9'. Feuilles nettement pétiolées. Inflorescences plus longues, de 3,5 cm ou plus 10
10. Inflorescences en pseudo-grappes, en paires opposées sur des branches portant aussi des feuilles en paires opposées 11
10'. Inflorescences en pseudo-grappes arrangées d'après le type de *C. purpurea* (cf. Fig. 1) 13
11. Pseudo-grappe avec pédoncule plus long que le rachis de la partie florifère ; fleurs vertes, de grande taille pour le genre. Feuilles grandes, presque toutes trifoliolées, à pétiole de 2,5 cm ou plus et à folioles coriaces pétiolulées de plus de 4 × 1,2 cm .... **C. schinziana** Däniker
11'. Pseudo-grappe avec le rachis de la partie florifère beaucoup plus long que le pédoncule 12
12. Fleurs blanches, de taille moyenne ou petite pour le genre. Feuilles petites, trifoliolées ou pennées, à pétiole long de moins de 2 cm et à folioles papyracées sessiles de 5 × 1,5 cm au plus .... **C. montana** Schltr.
12'. Fleurs vertes, de grande taille pour le genre. Feuilles grandes, généralement pennées, quelquefois trifoliolées ou rarement simples (unifoliolées), à pétiole long de 3 cm ou plus et à folioles coriaces pétiolulées de plus de 6 × 2 cm .... **C. macrophylla** Brongn. & Gris
13. Folioles nettement pétiolulées. Parties jeunes, surtout rameaux et stipules, avec des flocons d'une substance blanche cireuse. Fleurs blanches .... **C. cerifera** Hoogland
13'. Folioles latérales sessiles (la foliole apicale parfois décurrente à la base, rarement brièvement pétiolulée). Parties jeunes sans substance blanche cireuse 14
14. Stipules de 10-22 × 7-17 mm. Longueur du pétiole généralement de moins de 1/3 de celle de la foliole apicale. Feuilles trifoliolées. Fleurs rouge-pourpre .... **C. deplanchei** Brongn. & Gris
14'. Stipules plus petites, de 5-12 × 4-9 mm. Longueur du pétiole généralement de plus de 1/3 de celle de la foliole apicale 15
15. Feuilles trifoliolées 16
15'. Feuilles pennées, avec au plus quelques feuilles trifoliolées entremêlées. Folioles de 3-5,5 × 1-2 cm, à sommet arrondi ; nervures à la face supérieure des folioles proéminentes. Fleurs blanches .... **C. rupicola** Hoogland
16. Pétiole de moins de 1,5 cm de longueur. Folioles de moins de 3,6 × 1,2 cm, à sommet plutôt obtus qu'arrondi ; nervures à la face supérieure des folioles nettement proéminentes. Fleurs blanches .... **C. nervosa** Hoogland
16'. Pétiole de plus de 1,5 cm de longueur. Folioles de plus de 2,5 × 1 cm, à sommet nettement arrondi ; ner-

vures à la face supérieure des folioles peu proéminentes. Fleurs rouge-pourpre .... **C. vieillardii** Brongn. & Gris

17. Feuilles sessiles ou presque. Fleurs à pédicelle court, atteignant rarement 1 mm. Jeunes rameaux et face inférieure des stipules strigueux-hirsutes. Pseudo-grappes longues de 3-8 cm, à 30-70 fleurs. Feuilles trifoliolées avec folioles de 2-6 × 0,8-2,5 cm à 5-7 paires de nervures secondaires. Stipules de 8-12 × 6-10 mm. Fleurs rouge-pourpre .... **C. atrorubens** Schltr.

17'. Feuilles nettement pétiolées. Fleurs à pédicelle plus long, de 1,2-4,5 mm 18

18. Face inférieure des stipules à pubescence éparse et poils courts (0,1-0,4 mm). Pseudo-grappes longues de 3-9 cm, à 30-60 fleurs. Feuilles trifoliolées ; folioles de 3-10 × 1,5-5 cm, à 8-12 paires de nervures secondaires. Stipules de 10-22 × 7-17 mm. Fleurs rouge-pourpre .... **C. deplanchei** Brongn. & Gris

18'. Face inférieure des stipules à pubescence dense 19

19. Pseudo-grappes longues de moins de 4 cm, à 10-25 fleurs. Feuilles trifoliolées ; folioles de 1,5-3,5(-4,5) × 0,7-2(-2,5) cm, à 5-8 paires de nervures secondaires. Stipules de 6-8 × 4-6 mm. Fleurs rouge-pourpre .... **C. lenormandii** Vieill. ex Brongn. & Gris

19'. Pseudo-grappes longues de 3-11 cm, à 25-80 fleurs 20

20. Stipules de 8-12(-23) × 6-10 mm, arrondies au sommet. Feuilles trifoliolées ou pennées avec folioles de 5-10 × 1,2-3,5 cm à 9-12 paires de nervures secondaires. Fleurs rouge-pourpre, rarement blanchâtres .... **C. purpurea** Brongn. & Gris

20'. Stipules de 10-14 × 4-5 mm, aiguës au sommet. Feuilles trifoliolées ou pennées avec folioles de 2,5-6 × 0,8-2 cm à 12-17 paires de nervures secondaires. Fleurs blanches ... **C. aoupiniensis** Hoogland

21. Fleurs isostémones, à 5(-7) étamines seulement. Sépales linéaires-oblongs (au moins 2,5 fois plus longs que larges) .... **C. linearisepala** (Guillaumin) Bernardi

21'. Fleurs diplostémones (nombre d'étamines 2 fois le nombre des sépales). Sépales triangulaires-ovés (aussi longs que larges à jusqu'à 1,5 fois plus longs que larges) 22

22. Feuilles trifoliolées ou pennées, à 2-4 paires de folioles latérales 23

22'. Feuilles pennées à 5 (ou plus) paires de folioles latérales 27

23. Fleurs rouge-pourpre (rarement blanchâtres). Chaque loge de l'ovaire renfermant 14-16 ovules. Jeunes rameaux, feuilles et inflorescences à poils apprimés. Fleurs nettement pédicellées .... **C. purpurea** Brongn. & Gris

23'. Fleurs blanches. Chaque loge de l'ovaire renfermant 8-12 ovules 24

24. Jeunes rameaux, feuilles et inflorescences hirsutes avec des poils ± dressés. Fleurs sessiles ou à pédicelle court (rarement jusqu'à 0,7 mm de longueur) 25

24'. Jeunes rameaux, feuilles et inflorescences strigueux avec des poils apprimés. Fleurs à pédicelle de plus de 0,5 mm de longueur 26

25. Folioles (1,5-)2-3 fois plus longues que larges, non bullées ; nervures secondaires peu proéminentes sur la face inférieure .... **C. bernieri** Guillaumin

25'. Folioles 1,3-2 fois plus longues que larges, ± bullées ; nervures secondaires nettement proéminentes sur la face inférieure .... **C. alticola** Guillaumin

26. Folioles de 20-60(-90) × 6-25 mm, à 9-15 paires de nervures secondaires. Stipules elliptiques ou étroitement ovées, de 6-20 × 5-8 mm. Chaque loge de l'ovaire renfermant 8-12 ovules .... **C. pulchella** Brongn. & Gris

26'. Folioles de 12-20 × 4-7 mm, à 7-10 paires de nervures secondaires. Stipules orbiculaires à elliptiques, de 3,5-4 × 3-3,5 mm. Chaque loge de l'ovaire renfermant 6-8 ovules .... **C. varijuga** Hoogland

27. Marge des folioles dentelée et nettement ondulée. Folioles latérales 1,5-2,5 fois plus longues que larges, à base obtuse, arrondie, ou rétuse. Stipules de 7,5-9 × 6-7 mm. Rameaux et jeunes feuilles avec des poils courts apprimés .... **C. austrocaledonica** Brongn. & Gris ex Guillaumin

27'. Marge des folioles dentelée, mais non ondulée 28

28. Folioles latérales 1,5-3 fois plus longues que larges, à base aiguë à obtuse. Stipules de 4,5-6,5 × 4-5 mm. Rameaux et jeunes feuilles hirsutes avec des poils assez longs dressés .... **C. pterophylla** Schltr.

28'. Folioles latérales 2,5-4(-5) fois plus longues que larges, à base aiguë. Stipules de 3,5-4 × 3-3,5 mm. Rameaux et jeunes feuilles avec des poils courts apprimés .... **C. varijuga** Hoogland

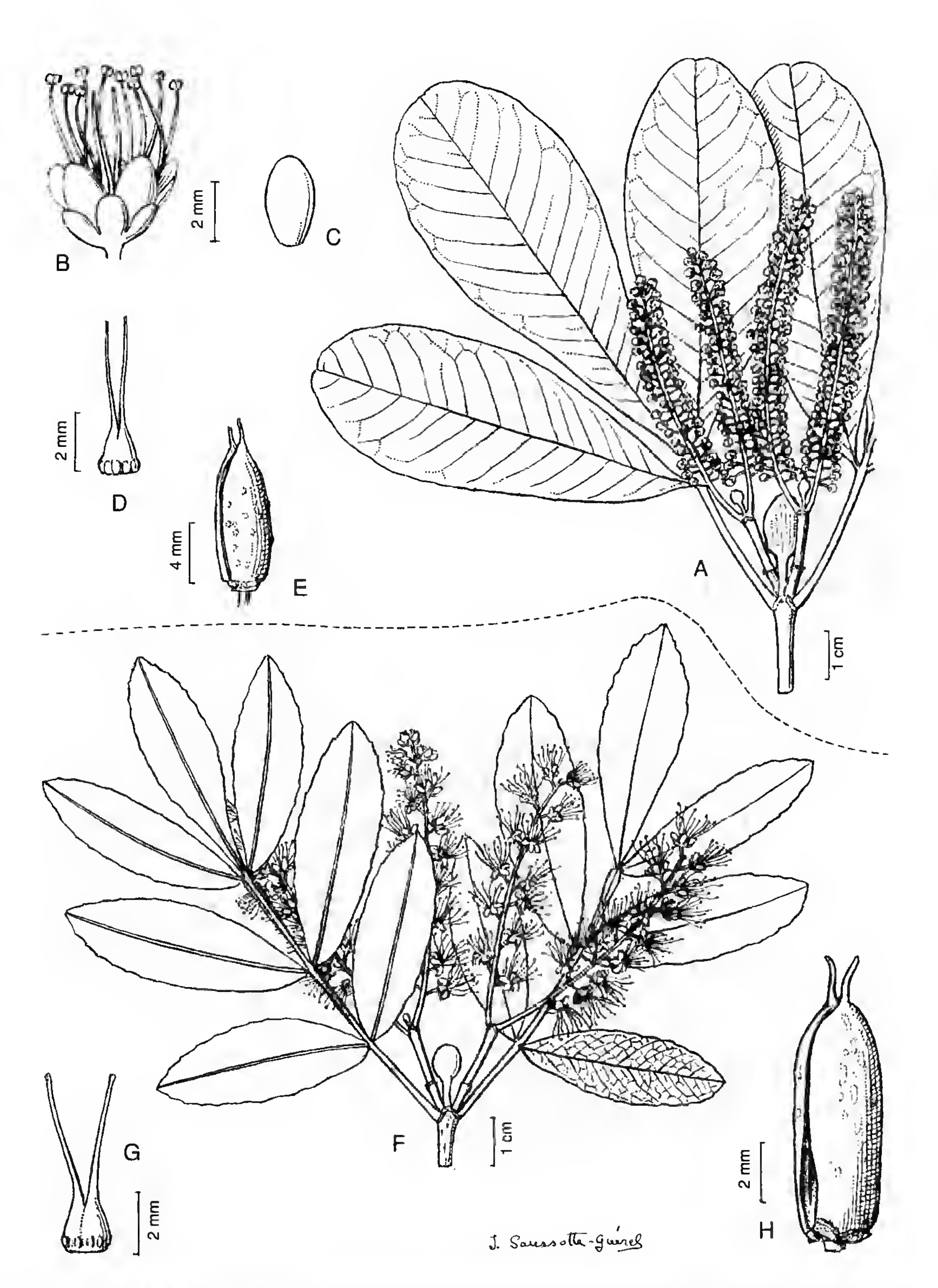


Fig. 2. — ***Cunonia cerifera*** Hoogland : **A**, rameau florifère ; **B**, fleur ; **C**, pétale ; **D**, pistil ; **E**, fruit. (A, *Veillon 2080* ; B-E, *MacKee 36615*). — ***Cunonia rupicola*** Hoogland : **F**, rameau florifère ; **G**, pistil ; **H**, fruit. (F, G, *Veillon 2278* ; H, *MacKee 19129*).

DESCRIPTION DES NOUVELLES ESPÈCES

Cunonia cerifera Hoogland, **sp. nov.**

A C. vieillardii Brongn. & Gris *foliolo terminali manifeste petiolulato, lamina in petiolulum decurrente non sessili, foliis membranaceis non coriaceis, foliis, stipulus ramulisque novis vestitis (in herbario) squamis albis ceraceis et floribus albis non rubris diversa.*

TYPE. — *Veillon 2080*, Nouvelle-Calédonie, Plaine des Lacs, 200 m, 19 déc. 1969, fl. (holo-, P ; iso-, NOU).

Arbuste élancé ou petit arbre atteignant 8 m de hauteur. Rameaux jeunes glabres, partiellement couverts de flocons d'une substance cireuse blanche, ultérieurement à écorce mince à fissures superficielles longitudinales et transversales et à lenticelles assez nombreuses. Stipules ovées ou elliptiques, de 7-12 × 4-7 mm, à sommet et base arrondies, glabres excepté sur une zone basale de 0,5-1 mm garnie de collétères en dessus, glabres et pourvues de flocons d'une substance cireuse blanche en dessous. Feuilles trifoliolées à pétiole de 1,6-4 cm, glabre. Folioles subcoriaces, à pétiolule de 6-12 mm sur la foliole apicale, de 2-7 mm sur les folioles latérales, glabres ; limbe obové-oblong ou obové de 4-10 × 1,3-3,7 cm, 2,5-3 fois plus long que large, à 10-16 paires de nervures secondaires, à base aiguë, décurrente, à marge entière dans la moitié basale, ondulée-dentelée dans la moitié apicale, à sommet arrondi ou obtus, glabre ; face supérieure à nervure médiane un peu imprimée, à nervures secondaires et tertiaires nettement proéminentes ; face inférieure à nervure médiane fortement saillante, nervures secondaires et tertiaires nettement proéminentes.

Inflorescences : pseudo-grappes de 30-75 fleurs, longues de 3-6,5 cm y compris un pédoncule de 0,3-0,8 cm (type *C. purpurea*, Fig. 1). Pédoncule et rachis glabres. Bractées subulées, de 0,3-1 × 0,1-0,2 mm, glabres. Pédicelle de 1-2,8 mm, glabre. Sépales triangulaires-ovés, de 1,4-1,7 × 0,9-1,2 mm, glabres en dessous. Pétales blancs, de 2,4-3 × 1,2-1,6 mm, larges de 0,4-0,7 mm à la base. Étamines à filet de 5-6 mm, à anthère de 0,4-0,5 × 0,5-0,6 mm. Disque de 0,4 mm de hauteur. Pistil biloculaire, de 1,8 × 1,3-1,4 mm, glabre au-dessus du disque ; 8-10 ovules dans chaque loge ; style de 3,2-3,5 mm de longueur.

Fruit mûr à sépales caducs. Valves de 7,5-10 × 3,5-4 mm, glabres, verruqueuses, l'exocarpe se détachant de l'endocarpe. Graines inconnues. — Fig. 2A-E, 4.

Espèce très localisée n'ayant été trouvée que dans la région de la Montagne des Sources et celle de la Plaine des Lacs, dans les forêts humides sur terrain ultrabasique, entre 200 et 500 m d'altitude. La localité « Prony » de FRANC, utilisée par ce collecteur pour une zone très large, peut être rapportée à la même aire de répartition.

C'est seulement sur le spécimen *MacKee 36615* que l'on a relevé un nombre assez élevé de fleurs tétramères, représentant presque 20 % des fleurs observées. Sur les autres spécimens, ce type de fleur est absent ou du moins très rare.

L'épithète spécifique indique la présence de flocons d'une substance cireuse blanche sur toutes les parties jeunes de la plante (surtout sur les rameaux et les stipules).

PARATYPES. — NOUVELLE-CALÉDONIE : *Dickison 241*, Rivière des Pirogues, 12 déc. 1981, fl. (NOU) ; *Franc 1949*, Prony, 1 jan. 1915, fl., fr. (P) ; *Hürlimann 456*, Montagne des Sources, 500 m, 28 déc. 1950, bout. (P, Z) ; *MacKee 36615*, Faux Bon Secours, 300 m, 25 fév. 1979, fl., fr. (L, MO, NOU, P, Z) ; *Veillon 3170*, ibid., 24 mars 1977, fl., fr. (CANB, L, NOU, P, Z).

Cunonia nervosa Hoogland, **sp. nov.**

C. montanae Schltr. *affinis, sed praecipue differt inflorescentiae typo, pluribus ovulis, et foliis omnibus trifoliolatis.*

TYPE. — *MacKee 15715*, Nouvelle-Calédonie, Plateau de Dogny, sur schistes, 950 m, 1 oct. 1966, fl., j.fr. (holo-, P ; iso-, CANB, L, MO, NOU, P, Z). Seul matériel connu.

Arbuste de 2,5 m environ de hauteur. Rameaux jeunes glabres ou lâchement hirsutes (poils atteignant 0,3 mm de longueur), à lenticelles nombreuses, ultérieurement à écorce mince présentanr des fissures superficielles surtout longitudinales. Stipules elliptiques, de 5,5-6 mm, à

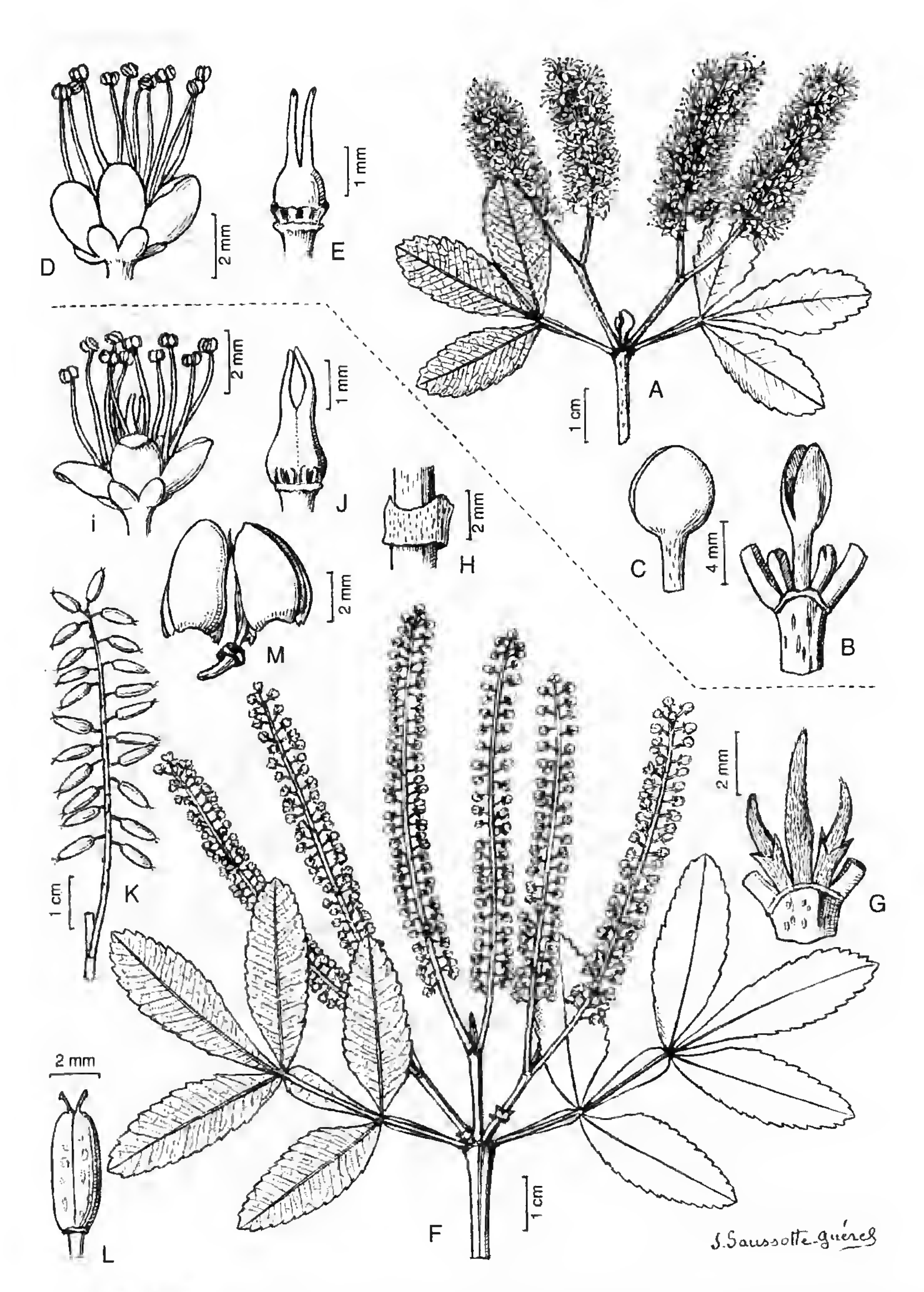


Fig. 3. — ***Cunonia nervosa*** Hoogland : **A**, rameau florifère ; **B**, stipules avec bourgeons ; **C**, stipules ; **D**, fleur ; **E**, pistil. (A-E, *MacKee 15715*). — ***Cunonia aoupiniensis*** Hoogland : **F**, rameau florifère ; **G**, stipules et bourgeons ; **H**, bractées ; **I**, fleur ; **J**, pistil ; **K**, infrutescence ; **L**, fruit ; **M**, fruit déhiscent. (F, *MacKee 35203* ; G, H, K, L, *MacKee 39479* ; I, J, *McPherson 6594* ; M, *Tirel 1364*).

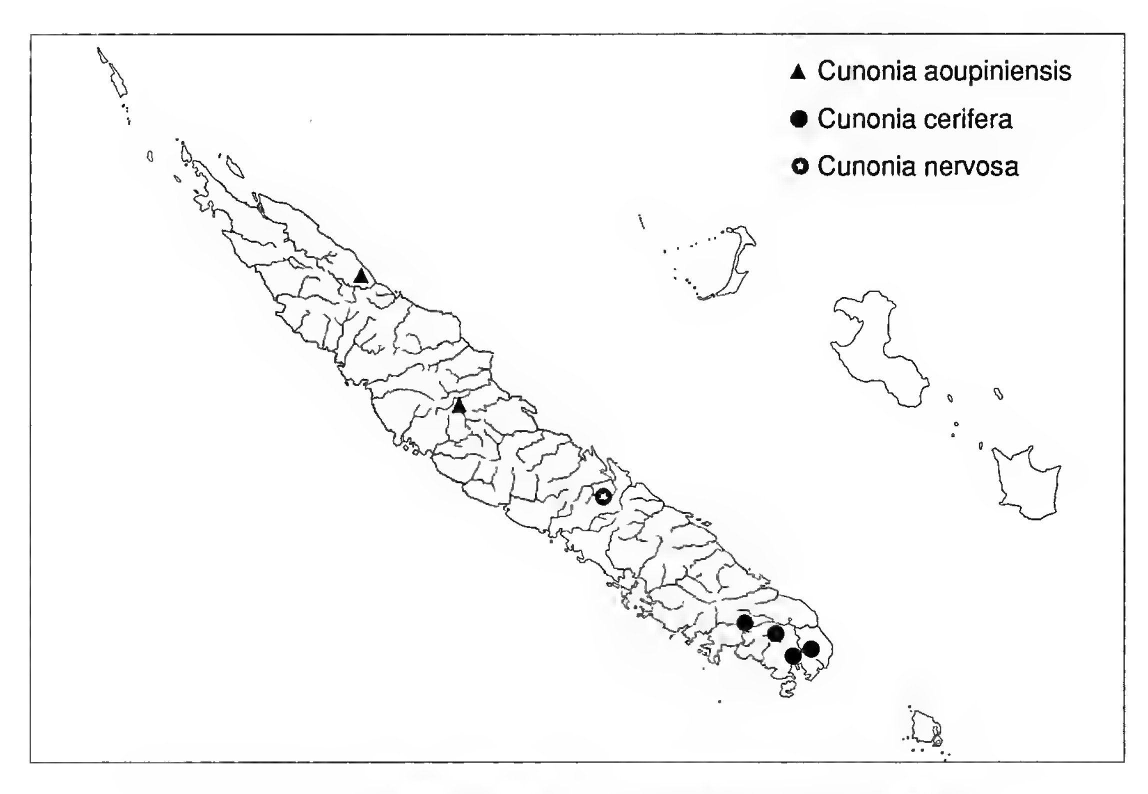


Fig. 4. — Répartition de ***Cunonia aoupiniensis*** Hoogland, ***C. cerifera*** Hoogland et ***C. nervosa*** Hoogland.

base arrondie un peu cordiforme, à sommet arrondi, glabres, excepté sur une zone basale garnie de collétères en dessus. Feuilles trifoliolées, à pétiole de 10-14 mm à ailes étroites vers le sommet, glabre en dessus, glabre ou strigueux en dessous. Folioles sessiles, à limbe obové-oblong, de 1,6-3,6 × 0,7-1,2 cm, 2,3-3 fois plus long que large, à 8-12 paires de nervures secondaires, à base aiguë sur les folioles latérales, aiguë et décurrente sur la foliole apicale, à marge entière dans la partie inférieure, dentelée vers le sommet, à sommet obtus ou arrondi ; face supérieure glabre à nervures médiane, secondaires et tertiaires peu mais manifestement proéminentes ; face inférieure glabre ou lâchement strigueuse, à nervure médiane fortement saillante, nervures secondaires et tertiaires peu mais manifestement proéminentes.

Inflorescences : pseudo-grappes de 25-40 fleurs, longues de 3-4,5 cm y compris un pédoncule de 5-9 mm (type *C. purpurea*, Fig. 1). Pédoncule et rachis lâchement hirsutes (poils atteignant 0,3 mm). Bractées caduques. Pédicelle de 1,8-2,2 mm, glabre ou lâchement hirsute près de la base seulement. Sépales triangulaires-ovés, de 1,1-1,2 × 0,8-1,1 mm, glabres. Pétales blancs, de 2,8-3 × 1,8-2 mm, larges de 0,7-0,8 mm à la base. Étamines à filet de 4-5,3 mm, à anthère de 0,4-0,5 × 0,5-0,6 mm. Disque d'env. 0,3 mm de hauteur. Pistil biloculaire, d'env. 1,4 × 1,2 mm, glabre au-dessus du disque ; 10 ovules dans chaque loge ; style de 1,7-1,8 mm de longueur. — Fig. 3A-E, 4.

Cette espèce ressemble à *C. montana* Schltr. mais s'en distingue principalement par la disposition de ses inflorescences, du type *C. purpurea* (simples, à l'aisselle de feuilles rudimentaires dans *C. montana*), par le nombre d'ovules plus élevé (6-8 dans *C. montana*), et par ses feuilles toutes trifoliolées (dans *C. montana* les feuilles trifoliolées sont fréquentes mais ordinairement

en mélange avec des feuilles pennées).

L'épithète spécifique fait allusion aux nervures particulièrement proéminentes des deux côtés des folioles chez cette espèce.

Cunonia aoupiniensis Hoogland, **sp. nov.**

C. montanae Schltr. *affinis, sed praecipue differt stipularum forma et pilositate, nervorum secundariorum numero et foliolorum textura, inflorescentiae typo et longitudine, atque pluribus ovulis.*

TYPE. — *MacKee 26814*, Nouvelle-Calédonie, Mt. Aoupinié, 900-1000 m, 20 juin 1973, bour., fl. (holo-, P ; iso-, CANB, K, L, MO, NOU, P, Z).

Arbuste ou petit arbre atteignant 10 m de hauteur et 30 cm de diamètre. Rameaux jeunes lâchement strigueux (poils jusqu'à 0,2 mm), glabrescents, alors lisses à lenticelles nombreuses, ultérieurement à écorce mince à fissures superficielles surtout longitudinales. Stipules ovées-oblongues, de 10-14 × 4-5 mm, à base arrondie, à sommet acuminé, glabres excepté sur une zone basale garnie de rares collétères en dessus, abondamment strigueux (poils jusqu'à 0,5 mm) en dessous. Feuilles à pétiole de 12-22 mm à ailes étroites vers le sommet et brièvement strigueux, trifoliolées ou pennées à 2-3 paires de folioles latérales (le plus souvent pennées 5-foliolées), de 5-11 cm de longueur ; segments du rachis de 14-25 cm, glabres sauf l'axe brièvement strigueux en dessous, ailés à ailes arrondies, larges de 1,5-3 mm vers leur sommet, glabres. Folioles sessiles, à limbe obové ou oblong, de 2,5-6 × 0,8-2 cm, 2,5-3(-4) fois plus long que large, à 12-17 paires de nervures secondaires, à base aiguë sur les folioles latérales, aiguë et décurrente sur la foliole apicale, à marge dentelée, à sommet arrondi, obtus, ou aigu ; face supérieure glabre à nervures médiane, secondaires, et tertiaires peu proéminentes ; face inférieure glabre (sauf nervure médiane brièvement strigueuse-hirsute, glabrescente), à nervure médiane fortement saillante, nervures secondaires et tertiaires peu imprimées ou peu proéminentes.

Inflorescences : pseudo-grappes de 30-80 fleurs longues de 5-9 cm y compris un pédoncule de 0,5-1 cm. Pédoncule et rachis brièvement et lâchement strigueux. Bractées oblongues, de 1-1,3 × 0,3-0,4 mm, glabres ou un peu hirsutes près de la base en dessous. Pédicelle de 1,6-2,2 mm, lâchement et brièvement hirsute. Sépales triangulaires-ovés, de 1-1,2 × 0,8-1 mm, glabres en dessous. Pétales blancs, de 2,4-2,8 × 1,4-1,9 mm, larges de 0,5-0,8 mm à la base. Étamines à filet de 3,2-5,2 mm, à anthère de 0,4 × 0,5-0,6 mm. Disque de 0,4 mm de hauteur. Pistil biloculaire ou rarement (0-10 % des fleurs) 3-loculaire, de 1,6-2 × 1-1,3 mm, glabre au-dessus du disque ; 16-20 ovules dans chaque loge ; style de 1,2-1,4 mm de longueur.

Fruit mûr à sépales caducs. Valves de 4-7,5 × 1,6-2,2 mm, glabres, verruqueuses, l'exocarpe se détachant de l'endocarpe. Graines de 3 × 0,6 mm environ. — Fig. 3F-M, 4.

Cette espèce est représentée par plusieurs récoltes faites sur le Mt. Aoupinié entre 500 et 1000 m d'altitude, dans les forêts ombrophiles sur grauwackes ; elle a été en outre rencontrée deux fois sur le Mt. Panié, vers 600 et au-dessus de 1350 m d'altitude. Floraison de mai à août ; fructification de juin à décembre.

Parmi les espèces de *Cunonia*, *C. aoupiniensis* est unique, combinant étroitement les deux types principaux d'inflorescence trouvés dans le genre ; les inflorescences du type *C. purpurea* sont suivies au nœud immédiatement supérieur d'une paire de pseudo-grappes associées à des feuilles rudimentaires (Fig. 1).

Les différences entre *C. aoupiniensis* et *C. montana*, l'espèce la plus proche, portent principalement sur :

1. Les stipules, elliptiques-oblongues à sommet aigu (caractère unique pour le genre, aussi) et abondamment strigueuses en dessous dans *C. aoupiniensis*, ovées ou orbiculaires à sommet arrondi et glabres (ou presque) dans *C. montana*.

2. Le nombre de nervures secondaires des folioles : 12-17 paires dans *C. aoupiniensis*, 5-9 dans *C. montana*.

3. La texture des folioles, plutôt papyracées dans *C. aoupiniensis*, plutôt coriaces dans *C. montana*.

4. Le type d'inflorescence, indiqué ci-dessus.

5. La longueur des pseudo-grappes : 5-9 cm chez *C. aoupiniensis*, 3-6 cm chez *C. montana*.

6. Le nombre d'ovules : 16-20 dans chaque loge pour *C. aoupiniensis*, 6-8 pour *C. montana*.

PARATYPES. — NOUVELLE-CALÉDONIE : *Bamps 5931*, Mt. Aoupinié, 960 m, 7 déc. 1977 (fl.), BR, L, NOU, P ; *MacKee 35203*, Mt. Aoupinié, 800 m, 30 mai 1978 (bout., fl.), A, BR, G, NOU, P ; *35656*, p.p., leg. *Cherrier*, ibid., 850 m, 31 août 1978 (fr.), P ; *39479*, ibid., 900 m, 19 août 1981 (fl., fr.), B, BISH, L, NOU, P ; *McPherson 6594*, Mt. Panié, 1350-1600 m, 15 mai 1984 (fl.), MO, P ; *Tirel 1364*, Mt. Aoupinié, 500-600 m, 31 août 1978 (fr.), L, P, Z ; *Veillon 2309*, Mt. Panié, 22 juin 1971 (bout., fr.), CHR, K, L, MO, NOU, P.

Cunonia rupicola Hoogland, **sp. nov.**

A C. cerifera Hoogland *foliis imparipinnatis [foliolis (3-)5-9] rachidibus anguste alatis, foliolis parvioribus (3-5,5 cm longis non 4-10 cm longis), apice anguste acutis non rotundatis recedit.*

TYPE. — *MacKee 19129*, Nouvelle-Calédonie, crête sommitale de la Roche Ouaième (massif de Ton-Non, 900 m, 13 juil. 1968, fl., fr. (holo-, P ; iso-, L, MO, NOU, P).

Arbuste de 2,5 m environ. Rameaux jeunes glabres, ultérieurement à écorce mince à fissures superficielles longitudinales et lenticelles orbiculaires nombreuses. Stipules ovées, de 5-8 × 4,5-7 mm, à base et sommet arrondis, glabres excepté sur une zone basale garnie de quelques collétères en dessus. Feuilles à pétiole de 1,5-4 cm non-ailé et glabre, pennées à 2-4 paires de folioles latérales, quelquefois trifoliolées, de 6-15 cm de longueur ; segments du rachis de 12-25 mm, glabres, ailés à ailes arrondies et étroites atteignant 0,8 mm de largeur près de leur sommet. Folioles latérales sessiles, foliole apicale rarement brièvement pétiolulée ; limbe oblong, de 3-5,5 × 1-2 m, 2,5-3 fois plus long que large, à 9-13 paires de nervures secondaires, à base aiguë, décurrente sur la foliole apicale, à marge ondulée-dentelée, à sommet arrondi, glabre ; face supérieure à nervures médiane, secondaires, et tertiaires proéminentes ; face inférieure à nervure médiane fortement saillante, nervures secondaires et tertiaires légèrement proéminentes.

Inflorescences : pseudo-grappes de 20-40 fleurs longues de 4-6 cm y compris un pédoncule de 5-10 mm (type *C. purpurea*, Fig. 1). Pédoncule et rachis glabres. Bractées obovées, de 1,4-3,5 × 6-1,6 mm, glabres. Pédicelle de 1,9-3 mm, glabre. Sépales triangulaires-ovés, de 1,8-2,7 × 1,2-1,8 mm, glabres en dessous. Pétales blancs, de 3-4,5 × 2-3 mm, larges de 0,8-1,2 mm à la base. Étamines à filet de 6,5-10,5 mm, à anthère de 0,5-0,8 × 0,5-0,8 mm. Disque de 0,4-0,5 mm de hauteur. Pistil biloculaire, de 2,1-2,3 × 1,6-1,8 mm, glabre au-dessus du disque ; 12-16 ovules dans chaque loge ; style de 3,3-3,5 mm de longueur.

Fruit mûr à sépales caducs. Valves de 7-9 × 2,8-3,5 mm, glabres, verruqueuses ; exocarpe se détachant de l'endocarpe. Graines de 2,8 × 0,7 mm environ. — Fig. 2F-H, 6.

Espèce très localisée qui n'a été trouvée que sur la Roche Ouaième dans le maquis sur terrain schisteux, entre 700 et 900 m d'altitude. L'épithète spécifique fait allusion à la localité.

PARATYPES. — NOUVELLE-CALÉDONIE : *Schmid 3369*, Roche Ouaième, 700 m, 3 sep. 1970 (fr.), NOU, P ; *Veillon 2278*, ibid., 700 m, 17 juin 1971 (fl.), CANB, NOU, P, Z.

Cunonia varijuga Hoogland, **sp. nov.**

C. pulchelae Brongn. & Gris *affinis, sed praecipue differt foliolis minoribus cum nervis secundariis minus numerosis, stipulis minoribus, atque ovulis minus numerosis.*

TYPE. — *MacKee 22886*, Nouvelle-Calédonie, Table Unio, 900 m, 14 nov. 1970, fl. (holo-, P ; iso-, A, BR, CANB, K, L, MO, NOU, P, Z).

Arbuste ou petit arbre atteignant 12 m de hauteur. Rameaux jeunes strigueux-hirsutes (poils jusqu'à 0,5 mm), glabrescents, ultérieurement à écorce mince à fissures superficielles longitudinales et quelques lenticelles orbiculaires. Stipules orbiculaires ou elliptiques, de 3,5-4 × 3-3,5 mm, à base et sommet arrondis, glabres excepté sur une zone basale étroite garnie de quelques collétères en dessus, strigueuses en dessous. Pétiole de 5-8 mm, à ailes étroites vers le sommet ou pas ailé, hirsute ou strigueux-hirsute (poils jusqu'à 0,5 mm) ; feuilles pennées à 2-8(-14) paires de folioles latérales, quelquefois trifoliolées, rare-

ment unifoliolées, de 2-12,5 cm de longueur ; segments du rachis de 5-9 mm, à ailes (0,5-1 mm de largeur vers leur sommet), à pubescence semblable à celle des folioles. Folioles sessiles, à limbe oblong de 12-20 × 4-7 mm, (2-)2,5-4(-5) fois plus long que large, à 7-10 paires de nervures secondaires, à base aiguë, décurrente sur la foliole apicale, à marge dentelée, à sommet obtus ou arrondi ; face supérieure lâchement velue, glabrescente, à nervures médiane, secondaires et tertiaires proéminentes ; face inférieure lâchement strigueuse-hirsute (poils jusqu'à 1,5 mm), à nervure médiane saillante, nervures secondaires un peu imprimées, et nervures tertiaires indistinctes.

Inflorescences : pseudo-grappes de 25-60 fleurs, longues de 3-7 cm y compris un pédoncule de 2-8 mm (type *C. purpurea*, Fig. 1). Pédoncule et rachis strigueux-hirsutes (poils jusqu'à 0,4 mm), pourvus de collétères autour des pédicelles. Bractées oblongues, quelquefois triangulaires ou obcunéiformes à sommet parfois bifurqué, de 0,5-3 × 0,1-0,6 mm, strigueuses-hirsutes en dessous. Sépales 5, triangulaires, de 0,7-1,1 × 0,6-1 mm, brièvement strigueux-hirsutes en dessous. Pétales 5, blancs, de 1,6-2 × 1-1,5 mm, larges de 0,4-0,8 mm à la base. Étamines 10, à filet de 2,3-4 mm, à anthère de 0,2-0,4 × 0,3-0,5 mm. Disque de 0,3-0,5 mm de hauteur. Pistil biloculaire ou rarement 3-loculaire, de 0,8-1,3 × 0,9-1,5 mm, strigueux-hirsute à poils un peu crispés atteignant 0,4 mm au-dessus du disque ; 6-8 ovules dans chaque loge ; style de 0,9-1,5 mm.

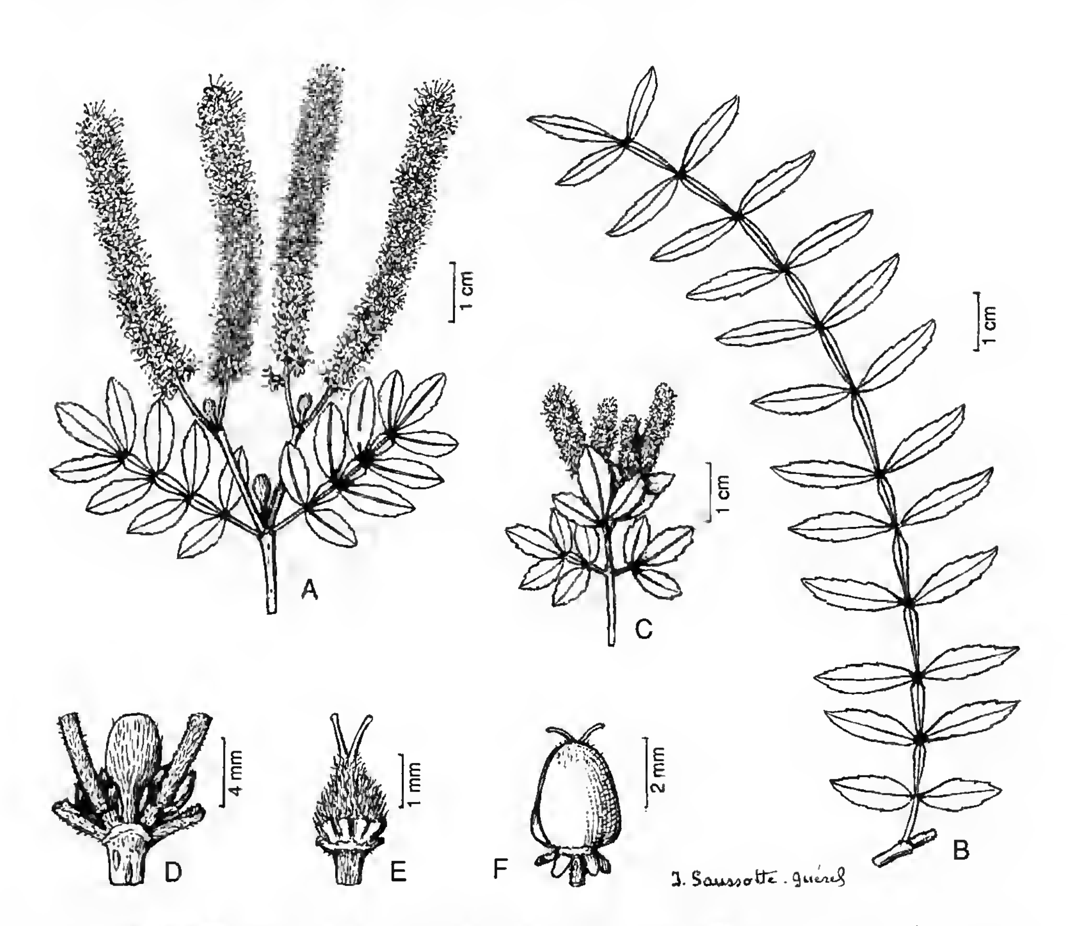


Fig. 5. — ***Cunonia varijuga*** Hoogland : **A**, rameau florifère ; **B**, feuille ; **C**, rameau florifère (feuilles à 3 et 5 folioles) ; **D**, stipules ; **E**, pistil ; F, fruit. (A, D, E, *MacKee 22886* ; B, *Virot 605* ; C, *MacKee 27063* ; F, *MacKee 22234*).

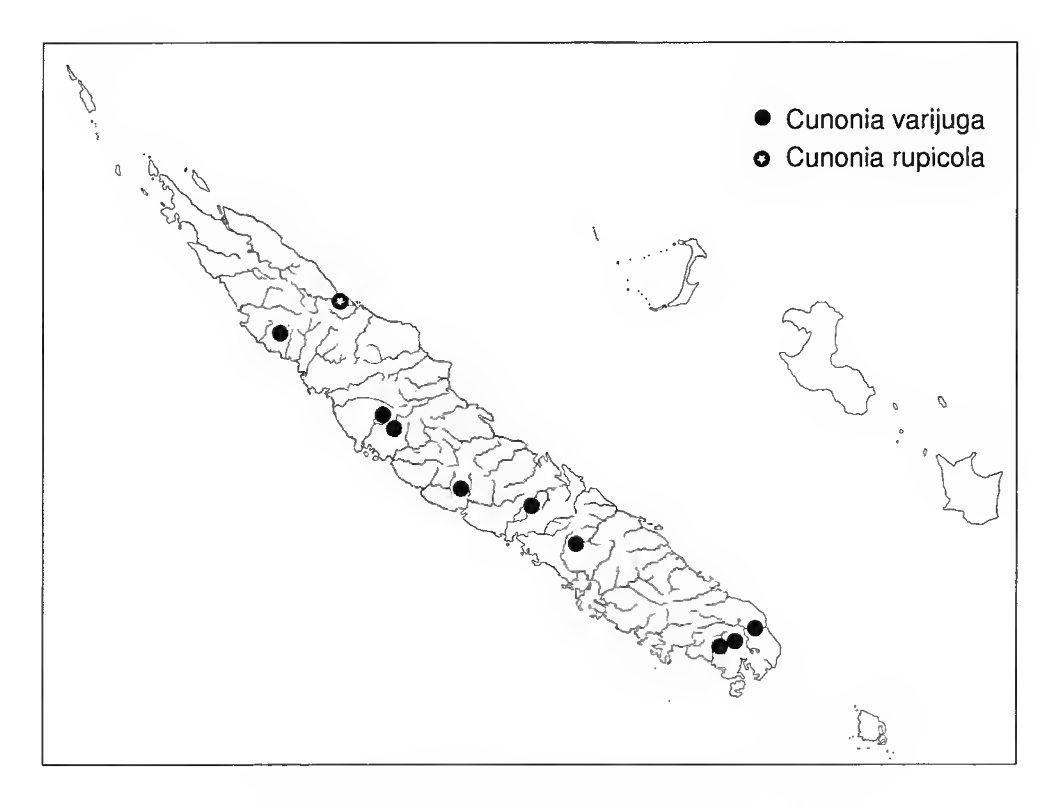


Fig. 6. — Répartition de ***Cunonia varijuga*** Hoogland et ***C. rupicola*** Hoogland.

Fruit mûr à sépales persistants pour la plupart. Valves de 2,5-3,5 × 2,5-3 mm, lâchement strigueuses-hirsutes, verruqueuses, l'exocarpe se détachant de l'endocarpe. — Fig. 5, 6.

Cunonia varijuga a été trouvé dans un nombre limité de localités sur les versants ouest, entre Mt. Taom dans le nord et Pic du Pin dans le sud, dans la forêt ombrogène ou le maquis entre 250 et 1200 m d'altitude, sur terrain ultrabasique ou sur roche calcaire (*MacKee 22886* ; les calcaires de la Table Unio sont généralement couverts d'éléments provenants de roches ultrabasiques, communication personnelle de M. SCHMID). Floraison de juillet à octobre ; fructification en juillet et octobre.

Cunonia pulchella est l'espèce la plus proche de *C. varijuga*, qui en diffère surtout par les folioles plus petites à nervures secondaires moins nombreuses, par les stipules plus petites, et par un moins grand nombre d'ovules dans chaque loge. Le nombre de paires de folioles latérales est beaucoup plus variable et fréquemment plus élevé chez *C. varijuga* ; l'épithète spécifique a été choisie pour souligner ce caractère.

PARATYPES. — NOUVELLE-CALÉDONIE : *Baumann-Bodenheim 12489*, leg. *Lucien & Perignon*, Bois du Sud, 17 avr. 1951 (st.), P, Z ; *Bernardi 10169*, Mt. Paéoua, 1000 m, 13 août 1965 (bout.), G, L, P, Z ; *10169 bis*, idem (st.), G, L, P ; *MacKee 22234*, Mt. Paéoua, 900 m, 9 juil. 1970 (fr.), L, NOU, P ; *22886*, Table Unio, 900 m, 14 nov. 1970 (fl.), NOU, P ; *27063*, Mt. Boulinda, 1200 m, 31 juil. 1973 (bout., fl.), B, BISH, G, K, L, MO, NOU, P ; *34114*, leg. *Cherrier*, Moindip, 750 m, 25 oct. 1977 (bout., fl.), NOU, P ; *39408*, Mt. Taom, 900 m, 31 juil. 1981 (st.), G, L, NOU, P, Z ; *40945*, Barendeu, 900 m, 18 oct. 1982 (bout., fl.), A, BR, CANB, CHR, G, NOU, P ; *42771*, barrage de Yaté, 220 m, 12 août 1985 (st.), CANB, L, NOU, P, Z ; *McPherson 1993*, Mt. Do, 900 m, 2 nov. 1979 (fl.), L, MO, NOU, P ; *Schmid 4241*, Table Unio, 1000 m, 11 oct. 1972 (bout., fr.), NOU ; *Virot 605*, Pic du Pin, 250 m, 1 avr. 1942 (st.), A, P.

RÉFÉRENCE

GUILLAUMIN A. 1948. — Cunoniacées : 137-143. *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie. Phanérogames.* Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris.

Manuscrit reçu le 8 janvier 1996 ;
version révisée acceptée le 20 décembre 1996.

Ce travail a été effectué dans le cadre du programme pluriformations Biodiversité terrestre en Nouvelle-Calédonie, avec le soutien du programme national DIVERSITAS.

Revision of the Malagasy genus *Calyptranthera* (Asclepiadaceae)

Jens KLACKENBERG
Naturhistoriska riksmuseet, Sektionen för fanerogambotanik,
Box 50007, S-104 05 Stockholm, Sweden.
klack@nrm.se

KEY WORDS
Calyptranthera,
Asclepiadaceae,
Madagascar.

ABSTRACT
The Malagasy endemic genus *Calyptranthera* (Asclepiadaceae) is revised. Five species are recognized. Four new species are described, viz. *C. baronii*, *C. brevicaudata*, *C. grandiflora* and *C. pubipetala*. The morphological structure of the flower is discussed and a key, descriptions, the distribution and drawings of all taxa are given. A hypothesis of the cladisric relarionship of the species is presented. Phytogeography and vicariance patterns are discussed.

MOTS CLÉS
Calyptranthera,
Asclepiadaceae,
Madagascar.

RÉSUMÉ
Révision du genre *Calyptranthera* (Asclepiadaceae), endémique de Madagascar. Cinq espèces sont reconnues. Quatre nouvelles espèces sont décrites : *C. baronii*, *C. brevicaudata*, *C. grandiflora* et *C. pubipetala*. La structure morphologique de la fleur esr discutée ; une clé de détermination, les descriptions, la distribution et des illustrations de tous les taxons sont données. Une hypothèse indiquant les affinités phylogénétiques des espèces est proposée. Les données relatives à la phytogéographie et à la vicariance sont discutées.

INTRODUCTION

The genus *Calyptranthera* was described recently (KLACKENBERG 1996a: 27) from only one collection with few flowers. This species had previously been placed in *Toxocarpus*. After having examined unidentified Asclepiadaceae material from the Kew, Missouri and Paris herbaria, additional collections belonging to the genus have been found, and *Calyptranthera* now comprises 5 species, all found in East Madagascar.

Calyptranthera has pollinaria with four pollinia each and is placed in tribe Secamoneae, close to the genus *Pervillea* (KLACKENBERG 1996b). It is characterized by its long projecting connectives as well as by having a discoid style head which narrows abruptly into a style which is topped by a short broad upper part. This structure is found also in many Periplocoideae, but not in *Secamone*, *Toxocarpus* or *Genianthus*. Furthermote, *Calyptranthera* has the four pollinia glued to a very thin U-shaped folded corpusculum which lacks caudicles. These characters, distinguishing *Calyptranthera* from *Secamone*, *Toxocarpus* and *Genianthus*, reveal similarities with the Malagasy endemic genus *Pervillea*.

Calyptranthera differs in several other characters from both *Pervillea*, *Secamone*, *Toxocarpus* and *Genianthus*, e.g., cup-like projections on the filaments below the anther wings forming the pollinium entrances, the shape of the corona lobes, and a thin, hairy submarginal fold on the corolla lobes. The latter character is absent, however, in *Calyptranthera brevicaudata* and *C. pubipetala*. Furthermore, the type species, *C. caudiclava*, has fused connectives forming a calyptra at the top of the gynostegium and club-shaped appendages on long strings at the top of the prolonged connectives. None of these features have been observed elsewhere in the tribe Secamoneae.

Calyptranthera is closely related to *Pervillea* (KLACKENBERG 1996b) but lacks the unique feature of distinctly curled leaf hairs with much reduced or totally lacking lumen which are characteristic of *Pervillea*.

MATERIAL AND METHODS

This study is based on herbarium material from K, MO and P herbaria (abbreviations according to HOLMGREN et al. 1990). All specimens cited have been studied.

The species concept used in this revision conforms to KLACKENBERG (1992b: 597) and the spellings of geographical names are in accordance with the guidelines given in KLACKENBERG (1992a: 7).

Measurements of floral parts were made on boiled material and of the vegetative parts on dry material.

MORPHOLOGY

Habit: The genus *Calyptranthera* consists of suffrutescent lianas with white latex. There exists only one collection with any indication of height, viz. 2 metres, but they can probably become much taller.

Stem: The stem is terete and covered with reddish hairs. The hairs are more or less erect but often bent. They consist of three small basal cells and one large, acute apical cell (Fig. 1C).

Leaves: The leaves have an elliptic to elongate or obovate lamina and a distinct petiole. The lamina is slightly coriaceous. Basal primary nerves often diverge from the midrib at an angle of ca. 90° or sometimes more, i.e. back-wards. Furthermore, they project on the upper side when dry, at least near the midrib. The petioles are often bent or twisted. There is sometimes one short and truncate gland at base of the lamina above (Fig. 1B). Glands (colleters) in this position have not been seen in Malagasy Secamoneae other than *Calyptranthera*, but are characteristic of, e.g., Asian *Toxocarpus* and *Genianthus*, and are also found in some Apocynaceae, Periplocoideae and are common in other tribes of Asclepiadoideae. In other taxa these glands are more or less ellipsoidal, however, and the short and truncate ones found in *Calyptranthera* have not been observed elsewhere within the tribe.

Inflorescence: The inflorescences occupy an extra-axillary position, which is in accordance with the majority of Asclepiadaceae. They constitute a cyme consisting of a terminal flower and a reduced axillary shoot topped by a flower at each node of the inflorescence. The second axillary shoot continues the growth of the inflo-

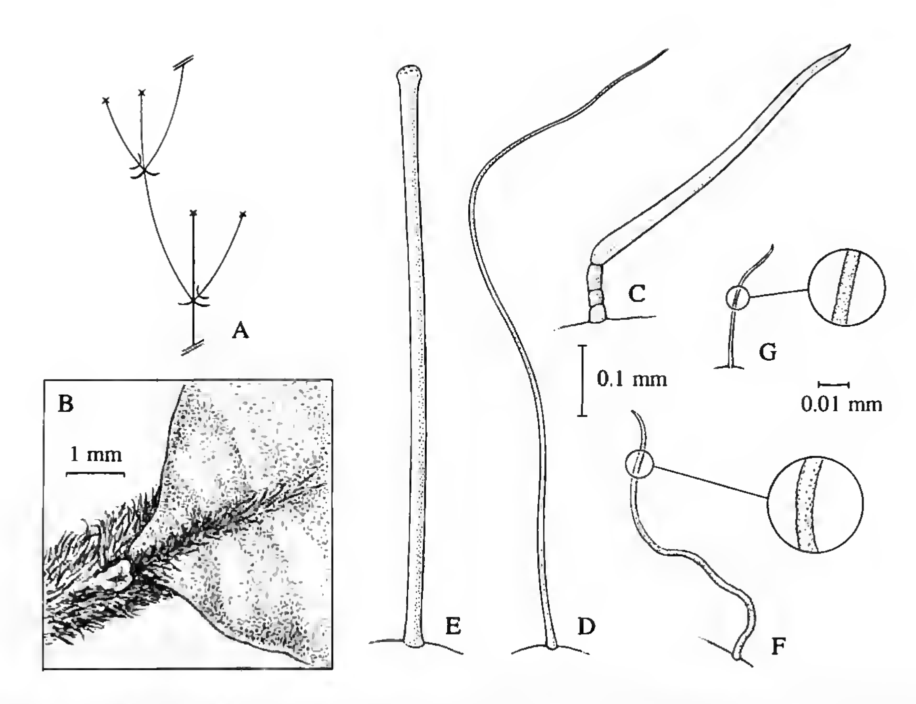


Fig. 1.—Morphology of ***Calyptranthera***: **A**, diagram of inflorescence structure; **B**, gland at petiole near base of leaf lamina; **C**, reddish hairs on vegetative parts; **D**, hairs from near base of corolla lobes; **E**, bulbous hairs situated submarginally near base of corolla lobes; **F**, wavy hairs from corolla lobes; **G**, hairs from margin of corolla lobes. (B, D, E, *Capuron 28969*; C, F, *RN-5702*; G, *Capuron 18229bis*).

rescence (Fig. 1A). This is easily observed in *C. baronii* and *C. grandiflora* and usually also in *C. caudiclava*, which have more or less elongated inflorescences, but is somewhat less distinct in *C. brevicaudata* and *C. pubipetala*, which have more compact inflorescences with reduced internodes.

Calyx: The lobes of the calyx are free, linear to ovate and covered by reddish hairs. One to two more or less filiform colleters with darker apices are found at the lobe sinuses.

Corolla: The corolla lobes are united only shortly into a tube. They are usually glabrous except for a few mm-long hairy patch near the mouth. This indumentum consists of both long, more or less straight hairs with a smooth surface (Fig. 1D) and shorter wavy ones. In one species, *C. pubipetala*, most of the upper surface of the corolla lobes is covered by a shaggy indumentum of wavy hairs tapering towards the apex (Fig. 1F). In three species, *C. baronii*, *C. caudiclava* and *C. grandiflora*, there is a submarginal line of long hairs along a few mm near the mouth of the tube (Fig. 6B). This line is sometimes situated on a small fold on the corolla. These hairs are unique to *Calyptranthera* within the tribe Secamoneae. They are long and straight with a blunt, usually bulb-like apex (Fig. 1E). The cuticular surface is somewhat rough. Furthermore, *C. baronii* and *C. grandiflora* have corolla lobes with ciliate hairs along the left margins (Fig. 1G) and with some small straight hairs scattered along the main nerves on the upper surface. The ciliate hairs have the same rather rough cuticular surface as the hairs found at the base of the corolla lobes in all other species. The longer, wavy hairs of *C. pubipetala* are also furnished with this rough cuticule.

The corolla has usually seven more or less straight nerves from the base to the apex or upper part of each lobe (Fig. 7B). *C. caudiclava*, however, has only three major nerves running from base to tip, and the lateral ones are forked several times turning outwards (Fig. 5C).

The corolla is reported as being greenish or white to lavender or purple. Probably the same flower changes colour with age.

Androecium: The five stamens are united to different degrees forming a cylinder around the style and style head. The filaments are broad and always coalescent. This filament tube is short in *C. brevicaudata* and *C. pubipetala*, but distinct and up to 1.5 mm high in, e.g., *C. caudiclava* (Fig. 2D). The upper parts of the filaments are furnished with cup-like projections forming the pollinium entrances (Fig. 2E, 7C). They are situated immediately below a pair of short anther wings (Fig. 2F). The coronal lobes are placed just below the thecae at the top of the broadened filaments (Fig. 2H). In *C. brevicaudata*, *C. caudiclava* and *C. pubipetala* the lobes are spathulate to almost club-like directed more or less horizontally. In contrast to these, *C. baronii* and *C. grandiflora* have long and filiform coronal lobes directed upwards. The coronal lobes are usually covered by obtuse papillae.

The thecae are separated by a broad connective. The rims of the thecae are usually covered by abundant pointed papillae. The connectives are more or less prolonged. In *C. brevicaudata* and *C. pubipetala* they are relatively short and triangular, erecto-patent with the apices pointing towards each other forming a cone above the

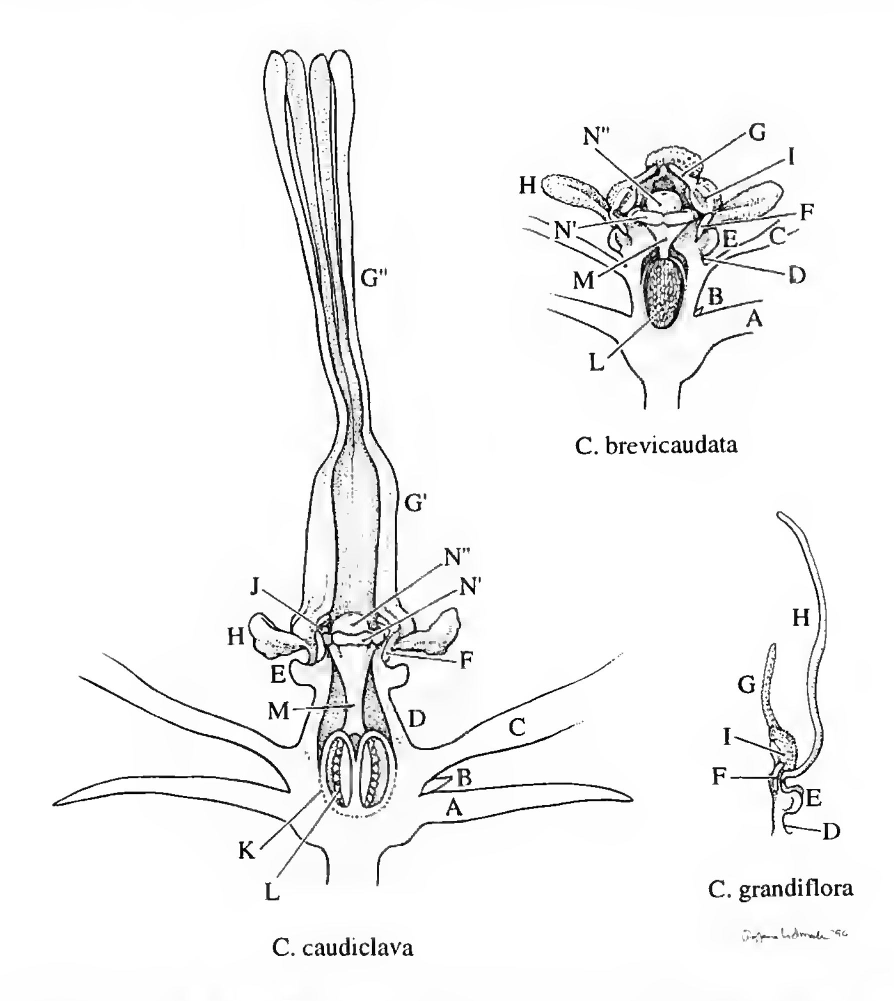


Fig. 2.—Structure of the flower of ***Calyptranthera***: **A**, calyx lobe; **B**, colleter; **C**, corolla; **D**, filament tube; **E**, cup-like projection of filament tube (pollinaria entrance); **F**, anther wing; **G**, prolonged connectives (G', calyptra of broadened connectives; G", club-shaped connectival appendages); **H**, corona lobe; **I**, theca; **J**, pollinarium; **K**, ovarium; **L**, placenta and ovules; **M**, style; **N**, stigma head (N', lower discoid part; N", upper narrower part).

style head. In *C. baronii* and *C. grandiflora* the connectives are prolonged further, becoming filiform. In *C. grandiflora* the filiform apices of the connectives adhere to each other forming a column with five free basal pillars above the style head. This condition is further elaborated in *C. caudiclava*, where the basal parts of the connectives are broadened and coalescent forming a calyptra several mm high above the style head (Fig. 2G', 5D). At the top of this calyptra the five connectives become filiform and free from each other for a very short distance and then united again. The calyptra is topped by five free filiform appendages, which are somewhat club-shaped at the apices (Fig. 2G", 5D). The prolonged connectives are usually covered by pointed papillae.

Gynoecium: The ovary is subinferior, which is in accordance with the usual state in Asclepiadaceae. The ovary is included in the staminal column and the corolla tube, but is coalescent with the tube, however, for only ca. one quarter of its length and it is completely superior to the calyx (Fig. 2). The ovary consists of two mostly free carpels as in Asclepiadaceae in general. There are abundant ovules on a long placenta along the entire suture. The carpels are topped by one style each, which unites immediately above the ovary into a single, distinct style of variable length. This state should be compared to the structure found in the genera *Secamone*, *Toxocarpus* and *Genianthus*, where the style head is situated directly on the ovaries with the style totally suppressed. The style broadens below the style head. The broad and short style head consists of a discoid lower part and a slightly narrower short upper part which is depressed at the apex (Fig. 2N).

Pollinarium: The pollinaria are situated between the thecae in a small notch at the edge of the lower discoid part of the style head. There are four ellipsoid pollinia standing erecto-patently close together but they are in fact easily separated from each other at maturity. The pollinia adhere directly to a corpusculum without caudicles (Fig. 9F). The corpusculum is inconspicuous, usually with a slit on the ventral side (opposite the pollinia).

Fruit and seeds of *Calyptranthera* have not been seen. No studies have been made on the karyology.

PHYLOGENY

Methods

The phylogeny presented below is based on the major morphological traits found within the genus. Several autapomorphies are also presented in the cladogram, as well as the synapomorphies characterizing *Calyptranthera*. The phylogenetic analysis was made using the parsimony program PAUP version 3.1 by SWOFFORD (1991). All data have been coded as being of equal weight.

Tribe Secamoneae and position of *Pervillea* and *Calyptranthera*

A tentative cladogram of the tribe Secamoneae showing the position of *Calyptranthera* was resently presented by KLACKENBERG (1996b; fig. 1). Both *Pervillea* and *Calyptranthera* lack a thick lower part of the style head placed directly on the ovary without a style, which is a character found in the remaining genera within the tribe Secamoneae. This is considered a synplesiomorphy for these two genera. In contrast, anthers with prolonged connectives are a synapomorphy for *Pervillea* and *Calyptranthera* and these genera are

TABLE 1.—Data matrix: 0 = plesiomorphy; 1 or 2 = apomorphies; 0/1 = polymorphism. For description of characters see text.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	*C. caudiclava*	1	0/1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1	1	1
2	*C. grandiflora*	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1
3	*C. baronii*	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1
4	*C. brevicaudata*	1	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1
5	*C. pubipetala*	1	1	0	1	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1
	S. sulfurea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

proposed to be sister taxa (KLACKENBERG 1996b).

Outgroups and analyses

The outgroup used to analyse *Calyptranthera* was chosen from among the Malagasy *Secamone*, viz. *S. sulfurea*. This taxon was described originally as a species of *Toxocarpus* but was recently transferred to *Secamone* (KLACKENBERG 1996b). For a further discussion on the outgroup see KLACKENBERG (1996b: 168).

Data from 18 characters, including autapomorphies, were derived from vegetative (1) and floral parts (17), respectively. The characters are described below and the character distribution within the taxa is presented in the data matrix in Table 1. A cladistic analysis including all characters resulted in one most parsimonious tree 22 steps long. This tree has, with uninformative characters excluded, CI = 0.96 and RI = 0.93. It is presented in Fig. 3.

Characters used for the cladistic analysis and comments on morphology

Leaves

1. Stipules long filiform (1); stipules triangular (0).—Filiform stipules have been observed only in *Pervillea* and *Calyptranthera* within Secamoneae. However, this might represent a synplesiomorphy for these two genera, as it occurs also in Periplocoideae. The filiform stipules are easily detached and, in *Pervillea*, are hidden in the indumentum.

Inflorescence

2. Inflorescence condensed, ± umbelliform (1); inflorescence with elongate internodes (0).—This character, more or less condensed inflorescences, has several parallelisms within the tribe Secamoneae.

Corolla

3. Corolla large, lobes > 3 cm long (1); corolla small, lobes < 1.5 cm long (0).—The large gap in size between small and large corollas make this character usable. *C. baronii* and *C. grandiflora* have distinctly larger flowers than any known species within tribe Secamoneae.
4. Corolla lobe pubescent all over its upper surface (1); lobes glabrous except for a tuft of hairs near the mouth (0).—This is an autapomorphy for *C. pubipetala*. Pubescent corolla lobes are characteristic also for the genus *Genianthus* within the tribe Secamoneae (KLACKENBERG 1995).
5. Long straight erect hairs with somewhat bulbous apex present on upper corolla surface (1); all hairs on corolla with tapering apex (0).
6. Submarginal straight lines of hairs near the base of the corolla lobes (1); no such line (0).
7. Left margin (seen from above) of corolla lobe ciliate (1); margins of corolla lobe glabrous (0).
8. Corolla lobes with 7 more or less parallel nerves from base to tip (2); lobes with 3 straight nerves from base to tip (1); lobes with 1 main nerve (0).—This character is coded as ordered.

Androecium

9. Coronal lobes shortly fused with the anther, directed outwards at base (1); coronal lobes fused with the anther for a longer part, parallel to the anther (0).
10. Coronal lobes ± spathulate (2); coronal lobes

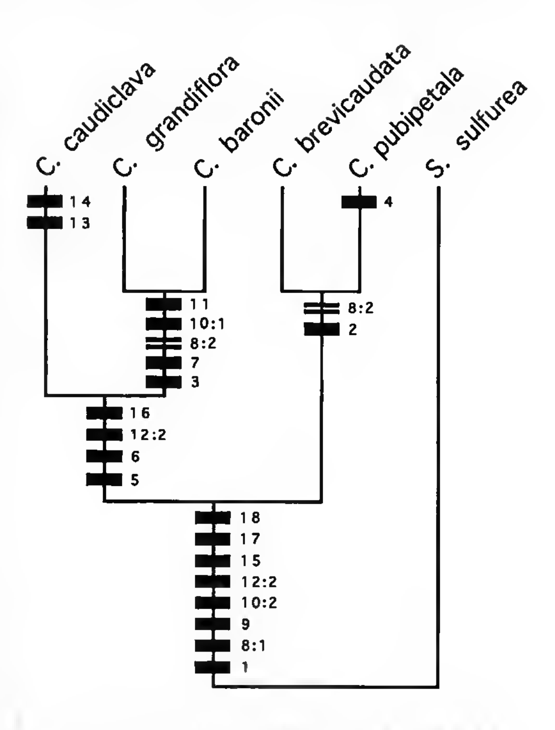


Fig. 3.—Most parsimonious cladogram of ***Calyptranthera***. The apomorphies are indicated with bars and parallelisms with double lines. The numbers refer to characters explained in text. A data matrix of the characters is shown in Table 1.

filiform (1); coronal lobes narrowly rectangular to narrowly triangular, flattened (0).—This character is coded as unordered. Both the spathulate and the filiform coronal lobes are unique to *Calyptranthera* within the tribe.

11. Coronal lobes elongated, > 2 mm long (1); coronal lobes shorter, < 1.5 mm long (0).
12. Connectives long protruding above the staminal column, much longer than the thecae (2); connectives only slightly prolonged, ± of same length as the thecae (1); connectives not prolonged (0).—This character is coded as ordered. *Pervillea* excepted, the anthers of other Secamoneae are at most topped by a membranaceous appendage.
13. Connectives with broadened fused bases forming a calyptra above the style head (1); bases of connectives not broadened and fused as above (0).—This character is an autapomorphy for *C. caudiclava* and is not found elsewhere within the tribe.
14. Connectives topped by club-shaped processes on filiform appendages (1); connectives of uniform thickness or narrowed towards apex (0).—This character is an autapomorphy for *C. caudiclava* and is not found elsewhere within the tribe.
15. Neighbouring filaments protruding below each pair of anther wings forming a cup together (pollinium entrance) (1); filaments more or less even (0).—This character is unique to *Calyptranthera* within the tribe Secamoneae.
16. Anther filaments forming a long cylinder below the pollinium entrances (1); anther filaments shorter (0).

Gynoecium

17. Style present (1); style absent (0).—The style head is situated directly on the ovary in most Secamoneae. *Calyptranthera* and *Pervillea*, however, are characterized by having a style that gradually broadens into a style head. In a broader context, this is probably a synplesiomorpy, as this condition is often found in Periplocoideae. *Secamone stylosa* also has a more or less distinct style.
18. Style head with short and broad upper part (1); style head with long protruding upper part (0).—The style head varies greatly in Secamoneae but all taxa close to the outgroup, i.e. the three other species in the *Secamone toxocarpoides* group, as well as in the probably closely related *S. ankarensis* groups of five species (see KLACKENBERG 1992a), have a long protruding upper part. The general structure of the style head, however, is similar to what is often found in Periplocoideae, and might represent the plesiomorphic state.

PHYTOGEOGRAPHY

All five known species of *Calyptranthera* are distributed along the East coast of Madagascar, all in the Eastern Domain (for definition of phytogeographical regions, see HUMBERT 1955) except for *C. baronii* which has been collected at an unspecified locality on the Central Plateau (Central Domain). The vicariance deduced from the cladogram (Fig. 3) and the distribution of the species (Fig. 10) shows a north-south pattern (Fig. 4). A north-south vicariance in Madagascar has also been observed in *Tachiadenus* (Gentianaceae) (KLACKENBERG 1987) and *Pervillea* (Asclepiadaceae) (KLACKENBERG 1996b). The analyses of *Tachiadenus* and *Pervillea* have shown that this vicariance is recent, but with an older underlying east-west

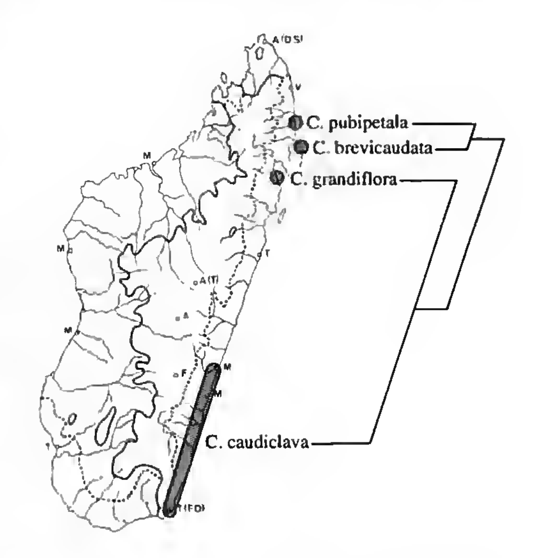


Fig. 4.—Phytogeographical vicariance pattern of ***Calyptranthera***.

vicariance between the Domains. Except for *C. baronii* which is known only from an old BARON collection without specific place of collection, the *Calyptranthera* species show a similar north-south vicariance along the east coast as was found in *Tachiadenus* (KLACKENBERG 1987), but with different areas of endemism. In *Calyptranthera* there is a vicariance between the coast north of the Masoala Peninsula and the rest of the Eastern Domain south to Tolanaro (Fort Dauphin) (Fig. 4). This vicariance has not been observed earlier and is not supported by the vast majority of known species distributions. It must be noted, however, that each of the five species of *Calyptranthera* has been collected only once, except for *C. caudiclava* which is known from four collections, and all phytogeographical analyses are uncertain. There might also be ecological vicariance involved.

TAXONOMY

CALYPTRANTHERA Klack.

Novon 6: 27 (1996).

TYPE.—*Calyptranthera caudiclava* (Choux) Klack. (= *Toxocarpus caudiclavus* Choux).

Suffrutescent twiners with milky latex, covered with more or less straight to bent, often retrorse, rather stiff reddish hairs, glabrescent. Leaves opposite, somewhat coriaceous, usually revolute at the very margin, covered with more or less straight to bent reddish hairs but with upper side of lamina glabrescent, shining above, paler below; blade oblong to obovate or broadly elliptic, cuneate to truncate but sometimes minutely cordate at the very base, acuminate to apiculate or rounded at the apex, often with truncate glands at the very base above; margin entire; venation pinnate and looped, reticulate; midrib distinctly raised below, impressed above when dry; primary veins distinctly raised on both sides; secondary veins reticulate and raised below but indistinct above when dry; epidermis ± smooth on both sides; petiole distinct, often twisted; stipules filiform. Inflorescences extra-axillary, about as long as to usually shorter or much shorter than the adjacent leaves; cyme lax to rather condensed and then ± umbel-like, with few flowers at one time, hairy; bracts present. Flowers pentamerous, actinomorphic. Calyx lobes free, longer than the corolla tube, narrowly triangular to narrowly ovate or linear, acute, with long straight hairs outside, glabrous inside. Corolla elliptic in bud, contorted with the left lobe margin overlying, not twisted, with the lobes fused at the base only into a short wide glabrous tube, purple-lavender to rose or greenish with reddish spots; lobes oblong to usually elliptic, rounded at the apex, inside pubescent near base or rarely to tip. Stamens in a column inserted at the base of the corolla tube; filaments broad with horny margins (anther wings) and with a cup-like projection below (pollinium entrance), basally coalescent forming a ± long cylinder; connectives prolonged, prolongation short and triangular to very long and filiform forming a cone above the style head or sometimes much broadened and adhering to each other forming a calyptra above the thecae crowned by five distinct clubs on long strings, papillate and the broadened ones sometimes also hairy. Coronal lobes of staminal column single, filiform and projecting above the prolonged connectives or spathulate and shorter than the thecae, directed upwards to ± horizontally, papillate. Pollinaria with 4 pollinia each; pollinia minute, two in each anther locule, ascending to almost horizontal, ellipsoidal, attached on U-folded soft corpuscula at the margin of a discoid style head. Ovary subinferior, with numerous ovules. Style conical or narrow and cylindric but conical just below the style head; style head with a discoid lower part which abruptly narrows into the style and with a narrower and short upper part which is usually slightly depressed at the apex, hidden by the staminal cone. Follicles not seen.

Key to the species

1. Corolla 6 cm or more in diameter; coronal lobes ± filiform 2
1'. Corolla less than 4 cm in diameter; coronal lobes spathulate 3

2. Coronal lobes longer than the connectives; corolla 6 to 7 times longer than the calyx .... 2. **C. grandiflora**
2'. Coronal lobes shorter than the connectives; corolla 4 to 5 times longer than the calyx ..... 3. **C. baronii**
3. Staminal column topped by a cap which is formed by the prolonged fused connectives and with 5 free ± club-shaped appendages at apex much longer than the thecae .... 1. **C. caudiclava**
3'. Anthers with only shortly projecting free connectives and without club-shaped appendages; projecting part of connectives ± of the same length or shorter than the thecae 4
4. Corolla lobes shaggy inside in addition to a patch of straight ± erect hairs near the base; corolla 1-1,5 cm in diameter .... 5. **C. pubipetala**
4'. Corolla lobes glabrous except for a patch of straight ± erect hairs near the base; corolla ca. 2 cm in diameter .... 4. **C. brevicaudata**

1. **Calyptranthera caudiclava** (Choux) Klack.

Novon 6: 27 (1996).

Toxocarpus caudiclavus Choux, Ann. Inst. Bot.-Géol. Colon. Marseille, sér. 3, 2: 415 (1914).—Type: *Perrier de la Bâthie 11747* (lecto-, P).

Suffrutescent twiner with somewhat coriaceous leaves. Leaf blade 6-14 × 3.5-5.5 cm, oblong to obovate or broadly elliptic, cuneate to truncate but sometimes minutely cordate at the very base, acuminate to apiculate or rounded at the apex, hairy beneath, glabrescent above, without or with one colleter at the very base above; primary veins distinctly raised on both sides; secondary veins reticulate and raised below but indistinct above when dry; petiole 0.5-1 cm long, when young densely hairy, glabrescent. Inflorescences shorter than the adjacent leaves; cyme lax; pedicels in pairs, 1-2 cm long; bracts 2-3 mm long. Calyx lobes 2-3.6 × 0.9-1.6 mm, longer than the corolla tube, ovate-triangular. Corolla purple-lavender to rose or greenish with reddish spots; tube 0.4-0.8 mm long; lobes 9-13.5 × 2.5-6.8 mm, oblong to elliptic, rounded at the apex, glabrous outside or with a few scattered longer reddish hairs, glabrous inside except for a patch of straight erect white hairs both centrally and with even longer distinct hairs submarginally in a 1.3-2 mm broad zone 1.3-1.5 mm from the base; margins glabrous. Staminal column in total 8-10 mm high; filament cylinder below the pollinaria entrances distinct; anthers with connectives excluded 1-2.3 mm long, glabrous or with thecae strongly papillate; connectives much prolonged, fused and broadened below forming a cone above the thecae and crowned with five free filiform to ± club-like appendages, glabrous or with especially the lower fused part papillate and hairy. Corona lobes somewhat spathulate, ca. 1 mm long, truncate at the apex, bent outwards, much shorter than the connectives, glabrous. Pollinia 0.15-0.2 mm long. Style narrow and cylindric below but slightly conical below the style head, 1.2-1.5 mm high; style head 0.35-0.5 mm high.—Fig. 5, 10.

DISTRIBUTION.—Southeastern part of Madagascar, occurring from Tolanaro to Mananjary.

HABITAT.—In rain forest from sea level up to 300 m altitude. Flowering specimens seen from October and January to March.

Calyptranthera caudiclava is the only species known from southern Madagascar. It differs from all other species by having widened connectives adhering to each other forming a distinct calyptra above the staminal column. At the top of the calyptra the connectives are filiform and free from each other with more or less club-shaped apices. The calyptra varies in length from ca. 2 mm and rather abruptly narrowed at top (Fig. 5D") to ca. 2.5 mm and more attenuate at top (Fig. 5D'). Furthermore, the calyptra can be covered by papillae and scattered longer hairs (Fig. 5D") or can be totally glabrous (Fig. 5D'). This variation in the morphology of the calyptra does not show any geographical pattern and is considered to represent an intraspecific variation.

SPECIMENS EXAMINED.—*Capuron 28969*, Bemangily - 70 km au Nord de Tolanaro (P); *Dorr 4018*, Tolanaro, forêt de Mandena, 1985 (MO, P); *Dumetz 1188*, Préfecture de Tolanaro, Ste. Luce (Nord), 1990

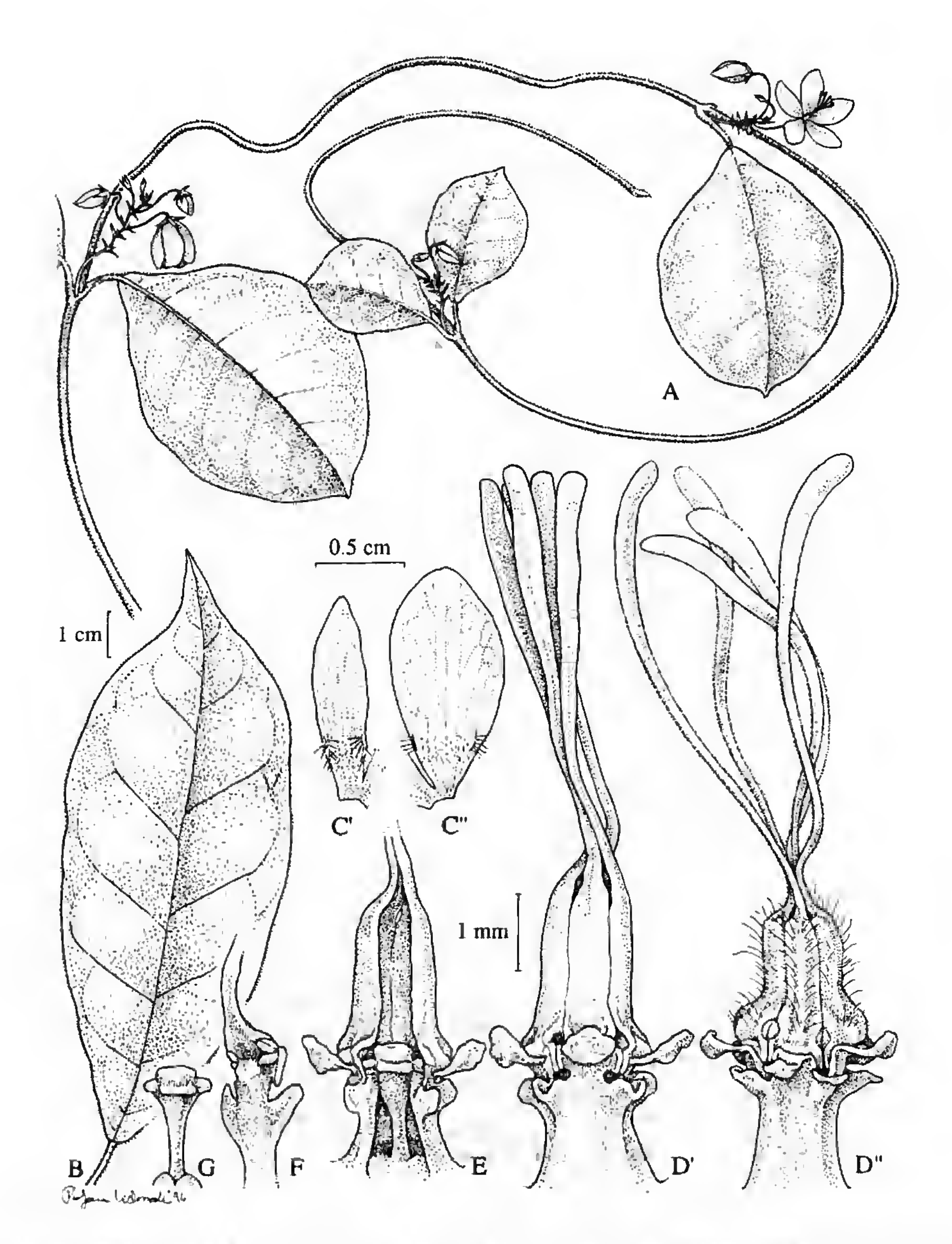


Fig. 5.—***Calyptranthera caudiclava*** (Choux) Klack.: **A**, habit; **B**, leaf; **C**, corolla with petal lobe and portion of tube from within; **D**, gynostegium; **E**, part of gynostegium with one anther removed; **F**, anther seen in lateral view slightly from the inside with pollinarium; **G**, style head. (A, *Dorr 4018*; B, C', *Perrier 11747*; C'', D', E-G, *Dumetz 1188*; D'', *Capuron 28969*).

(MO, P); *Perrier de la Bâthie 11747*, Forêt orientale, Mt. Vatovavy, 300 m, 1911 (P).

2. Calyptranthera grandiflora Klack., sp. nov.

Species haec C. baronii *similis sed corollis majoribus autem lobis calycis brevioribus et lobis coronae connectivia prolongata superantibus differt; species duae a* C. caudiclava *floribus magnis, lobis coronae filiformibus et margine dextro (externe visus) lobi corollae ciliato differt.*

TYPUS.—*SF-18229bis Capuron*, environs de la baie d'Antongil, à l'ouest d'Anandrovola, "Anandrivola" (holo-, P).

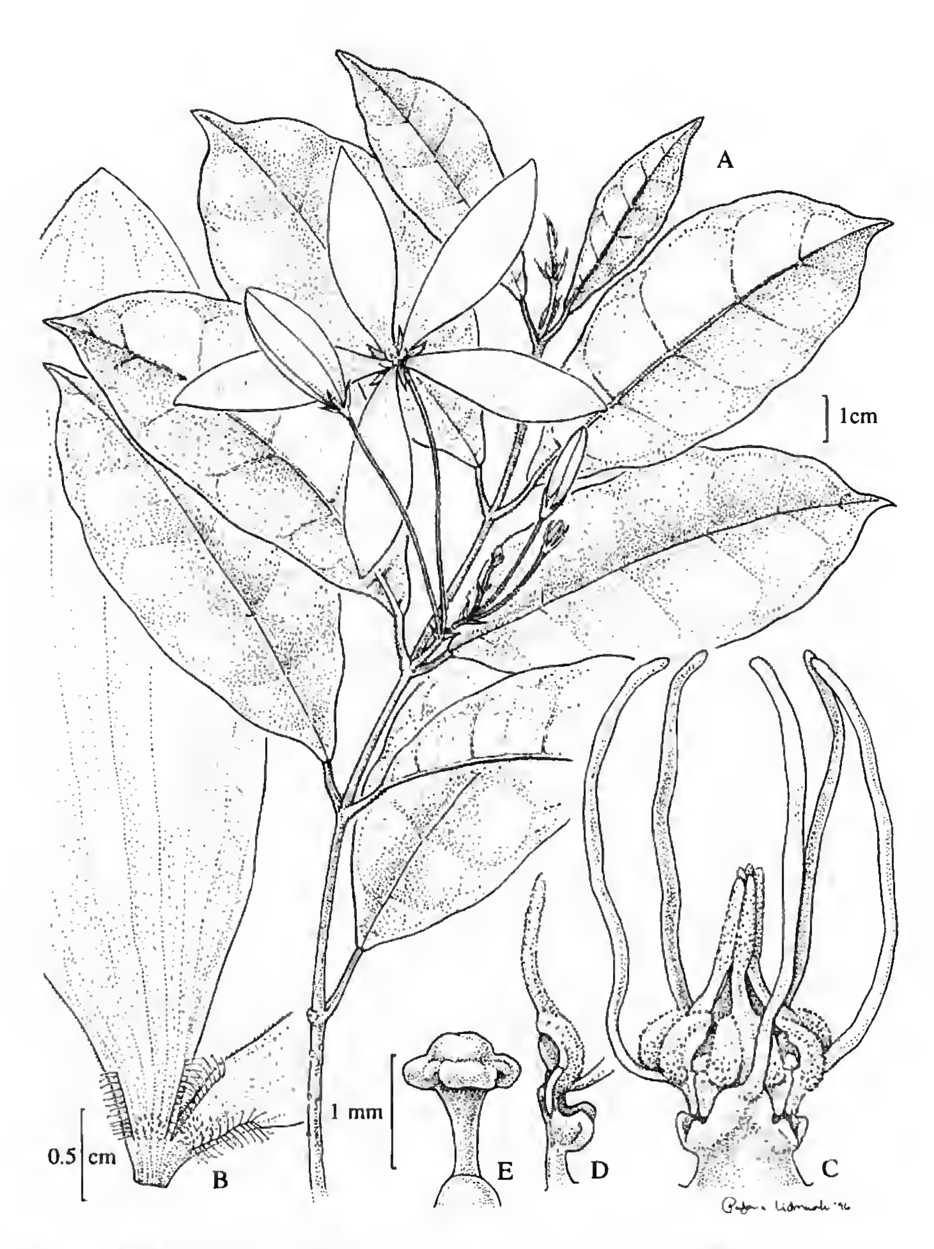


Fig. 6.—***Calyptranthera grandiflora*** Klack.: **A**, habit; **B**, portion of corolla from within; **C**, gynostegium; **D**, anther seen in lateral view; **E**, style head. (*Capuron 18229bis*).

Suffrutescent twiner with somewhat coriaceous leaves. Leaf blade 10-12 × 4-6 cm, oblong to slightly obovate, cuneate at the base, acuminate, hairy beneath becoming sparse, glabrescent above, without colleters at the very base above; primary veins distinctly raised on both sides; secondary veins reticulate and raised below but indistinct above when dry; petiole 0.7-1 cm long, when young with dense reddish hairs, glabrescent. Inflorescences shorter than the adjacent leaves; cyme lax; pedicels in pairs, 4-6 cm long; bracts up to 7 mm long. Calyx lobes 7.4 × 1.4 mm, much longer than the corolla tube, narrowly ovate. Corolla of unknown

colour; tube ca. 0.7 mm long; lobes ca. 50 × 15 mm, elliptic, acute but rounded at the very apex, glabrous outside, glabrous inside except for a patch of straight erect white hairs near the base both centrally and with even longer distinct hairs submarginally for ca. 4 mm; left margin finely pubescent. Staminal column in total ca. 2.7 mm high; filament cylinder below the pollinaria entrances distinct; anthers with connectives excluded ca. 1.3 mm long, strongly papillate along the margin of the thecae; connectives adhering to each other at upper part and projecting well above the thecae forming a cone but free from each other basally and without ± club-like free appendages, inside glabrous, outside papillate above, glabrous below. Corona lobes filiform, ca. 5 mm long, bent outwards-upwards, longer than the connectives, somewhat papillate. Pollinia ca. 0.2 mm long. Style narrowly conical, ca. 0.8 mm high; style head ca. 0.5 mm high.—Fig. 6, 10.

DISTRIBUTION.—Northeastern part of Madagascar, known only from the type locality at Baie d'Antongil south of Maroansetra.

HABITAT.—In forest between 100 and 150 m altitude. Flowering specimen seen from November.

Calyptranthera grandiflora is characterized by its large flowers and thread-like corona lobes, which are distinctly longer than the connectives. See also *C. baronii.*

3. Calyptranthera baronii Klack., **sp. nov.**

Species haec C. grandiflorae *similis sed corollis minoribus autem lobis calycis longioribus et connectiviis prolongatis lobos coronae superantibus differt; species duae a* C. caudiclava *floribus magnis, lobis coronae filiformibus et margine dextro (externe visus) lobi corollae ciliato differt.*

TYPUS.— *Baron 3008*, Central Madagascar (holo-, K; iso-, P).

Suffrutescent twiner with somewhat coriaceous leaves. Leaf blade ca. 6-8 × 4-5 cm, elliptic to slightly obovate, cuneate at the base, acuminate, hairy along the nerves beneath, rather sparsely hairy above but densely so along the mid-nerve, without colleters at the very base above; primary and the reticulate secondary veins distinctly raised on both sides when dry; petiole ca. 1 cm long, with dense reddish hairs. Inflorescences slightly shorter than the adjacent leaves; cyme lax; pedicels in pairs, 3-4 cm long; bracts up to 1 cm long. Calyx lobes ca. 9.2 × 1.1 mm, much longer than the corolla tube, linear. Corolla of unknown colour; tube ca. 0.7 mm long; lobes ca. 35 × 8 mm, elliptic, acute but rounded at the very apex, glabrous outside, glabrous inside except for a patch of straight erect white hairs near the base both centrally and with even longer distinct hairs submarginally for ca. 4.7 mm; left margin finely pubescent. Staminal column in total ca. 4.5 mm high; filament cylinder below the pollinaria entrances distinct; anthers with connectives excluded ca. 1.5 mm long, strongly papillate along the margin of the thecae; connectives free from each other projecting well above the thecae without ± club-like appendages, papillate on both sides from base to top. Corona lobes filiform, ca. 2.7 mm long, bent outwards-upwards, shorter than the connectives, somewhat papillate. Pollinia ellipsoid, ca. 0.15-0.20 mm long. Style narrowly conical, ca. 0.8 mm high; style head ca. 0.5 mm high.—Fig. 7, 10.

DISTRIBUTION.—Known only from the type collected without specific locality in Central Madagascar.

HABITAT.—There is no information on habitat or flowering period.

Calyptranthera baronii is close to *C. grandiflora* but has smaller corolla and longer calyx. The calyx lobes are linear in *C. baronii* but narrowly ovate in *C. grandiflora.* It has long filiform coronal lobes and prolonged connectives as in *C. grandiflora* but contrary to the latter species the connectives are longer than the coronal lobes. Both species are finely hairy along the left lobe margins.

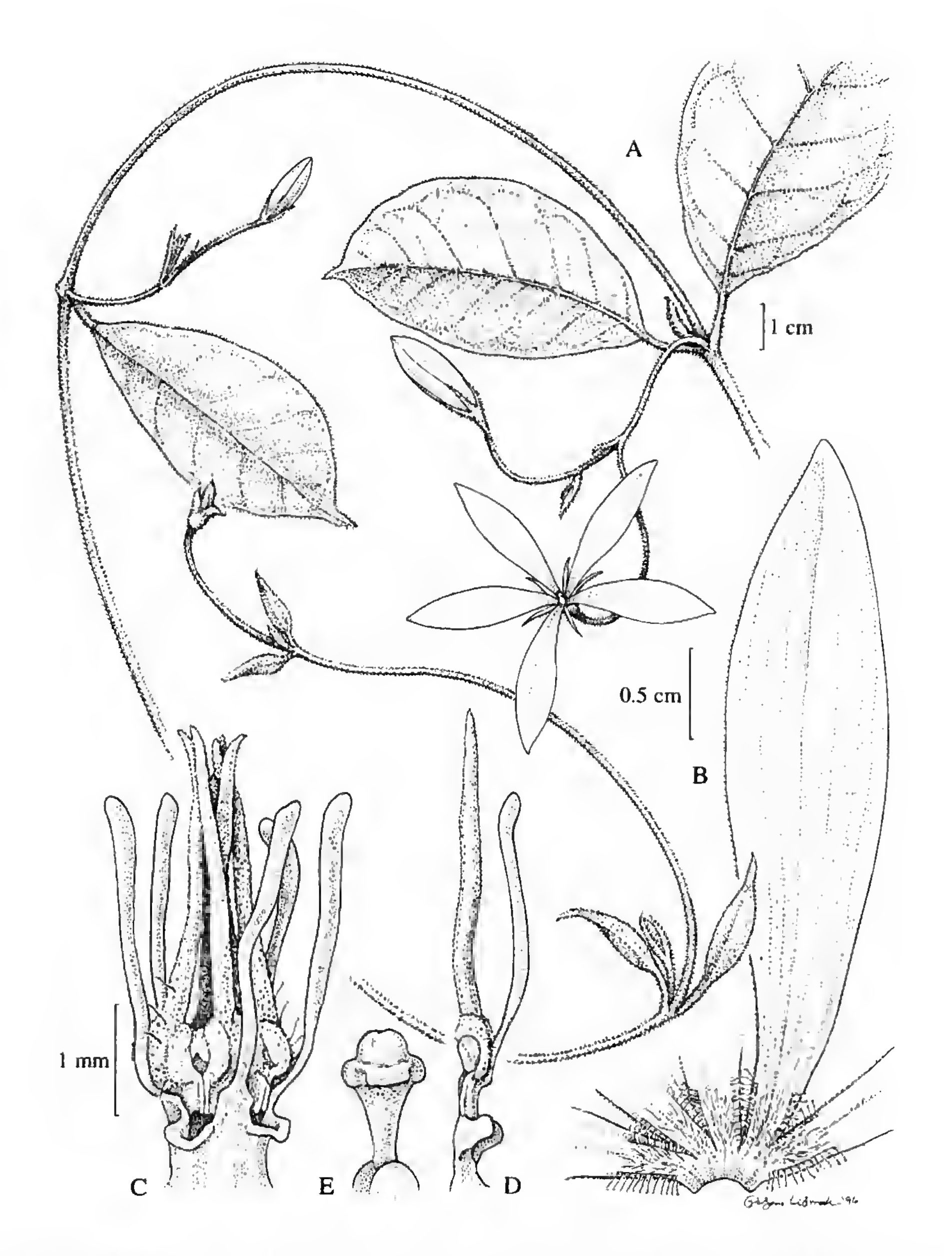


Fig. 7.—***Calyptranthera baronii*** Klack.: **A**, habit; **B**, portion of corolla from within; **C**, gynostegium; **D**, anther seen in lateral view; **E**, style head. (*Baron 3008*).

4. Calyptranthera brevicaudata Klack., sp. nov.

Species haec C. pubipetalae *similis sed lobis corollae majoribus vel basibus non nisi hirsutis differt; species duae a* C. caudiclava *connectiviis triangularibus breve prolongatis (sine calyptra) et lobis corollae con lineis rectis submarginalibus piliferis destitutis differt.*

TYPUS.—*SF-27713bis Capuron*, au sud de Sambava, 1-10 avr. 1967 (holo-, P).

Suffrutescent twiner with somewhat coriaceous leaves. Leaf blade 7-12 × 4-6 cm, oblong to elliptic, cuneate to almost truncate at the base, acuminate, hairy beneath, glabrescent above,

without colleters at the very base above; primary and secondary veins distinctly raised on both sides when dry; petiole ca. 1-1.5 cm long, densely hairy. Inflorescences much shorter than the adjacent leaves; cyme umbel-like with reduced internodes on a short stalk, when older elongated with distinct scars of earlier umbels; pedicels of different length, up to 3 cm long; bracts 2-3 mm long. Calyx lobes ca. 2.7 × 1.5 mm, longer than the corolla tube, ovate-triangular. Corolla of unknown colour; tube ca. 0.4 mm long; lobes ca. 12 × 5.5 mm, elliptic, rounded at the apex, glabrous outside, with a patch of longer straight ± erect white hairs near the base inside but without

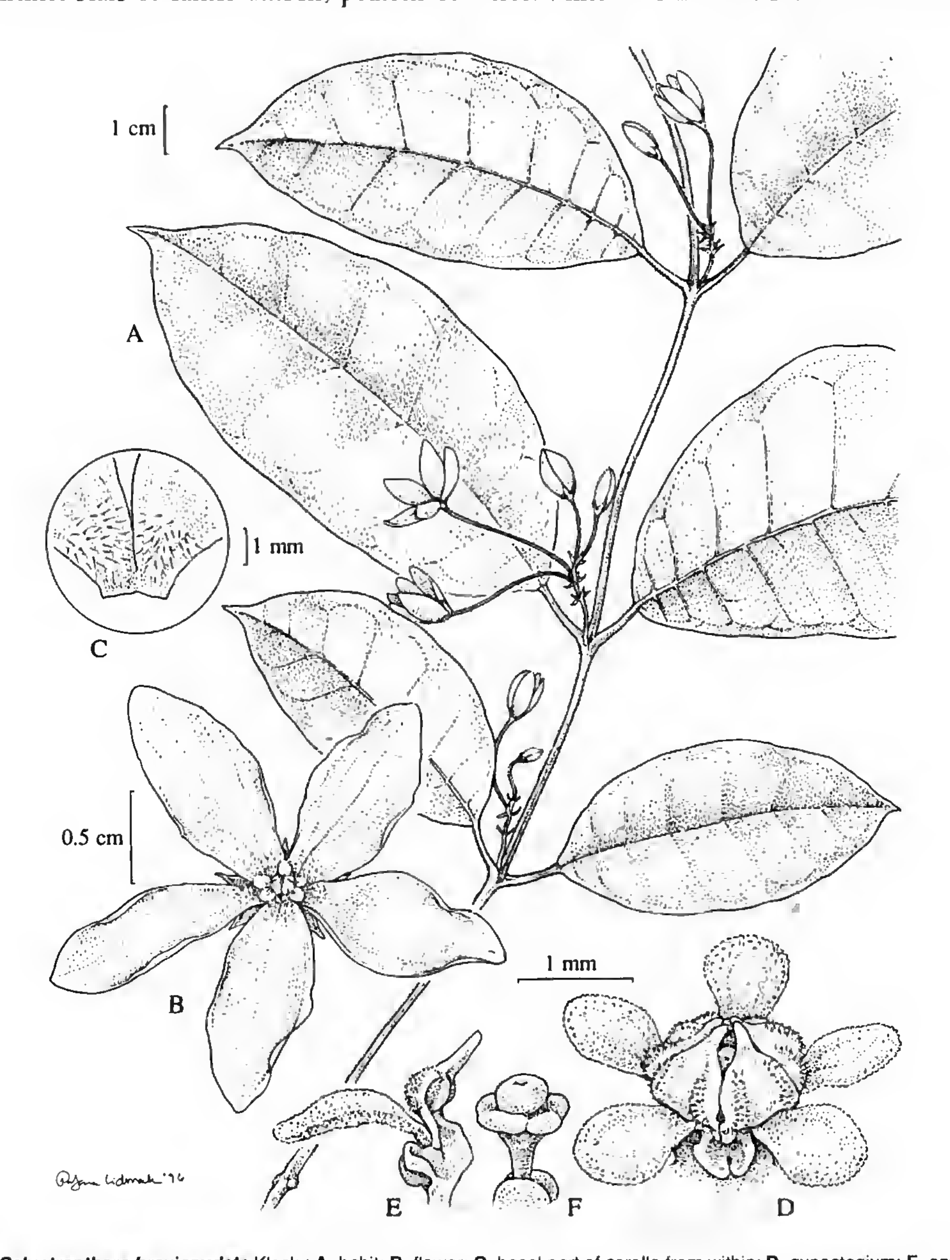


Fig. 8.—***Calyptranthera brevicaudata*** Klack.: **A**, habit; **B**, flower; **C**, basal part of corolla from within; **D**, gynostegium; **E**, anther seen in lateral view; **F**, style head. (*SF-27713bis*).

a line of long straight submarginal hairs; margins glabrous. Staminal column ca. 1.5 mm high; filament cylinder below pollinaria entrances very short; anthers with connectives excluded ca. 1 mm long, strongly papillate along the margin of the thecae; connectives only slightly projecting above the thecae, free, papillate. Corona lobes spathulate, ca. 1.3 mm long, truncate at the apex, bent outwards, ± of the same length as the connectives, papillate. Pollinia ca. 0.2 mm long. Style narrow and cylindric at lower half but slightly conical below the style head, ca. 0.35 mm high; style head ca. 0.4 mm high.—Fig. 8, 10.

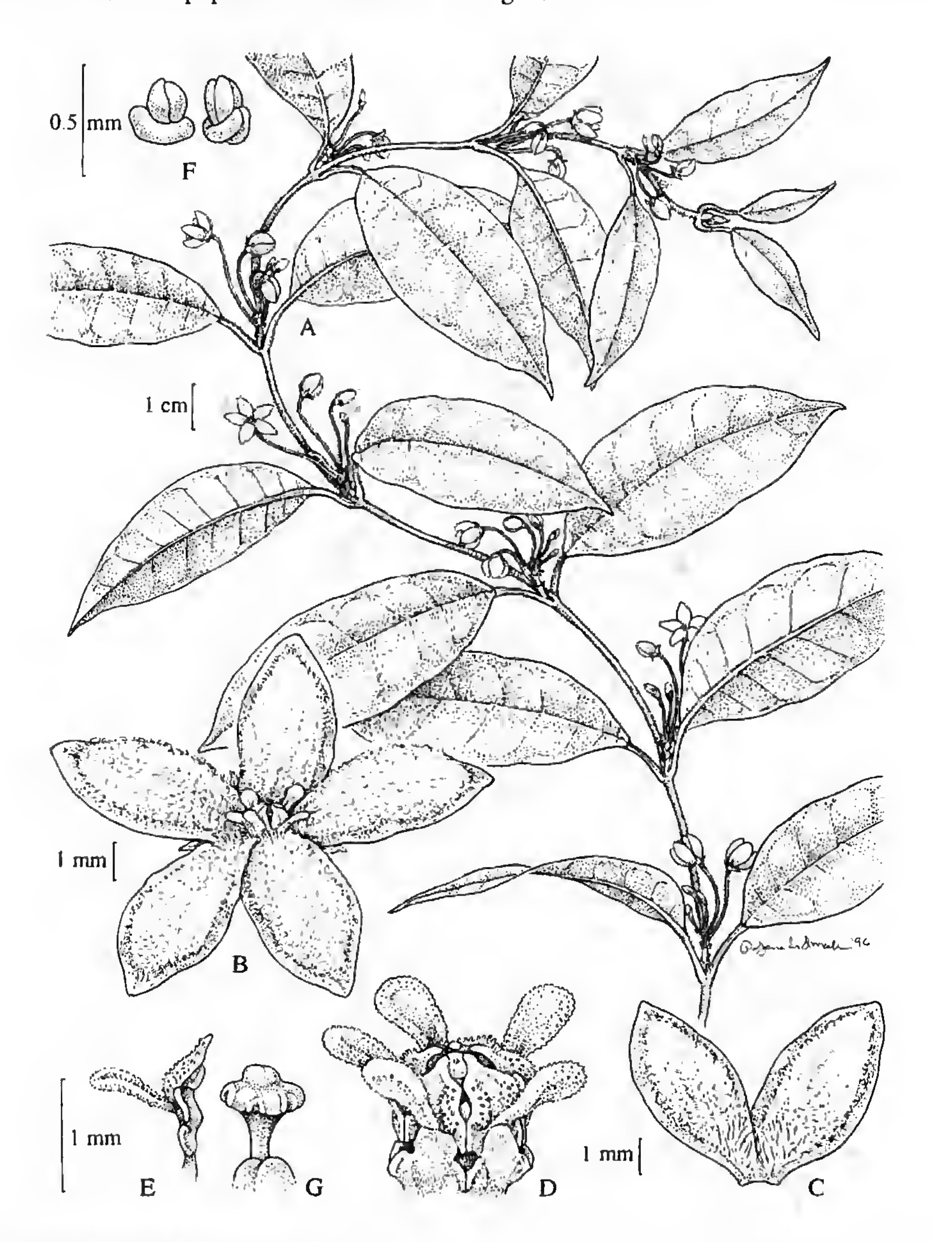


Fig. 9.—***Calyptranthera pubipetala*** Klack.: **A**, habit; **B**, flower; **C**, portion of corolla from within; **D**, gynostegium; **E**, anther seen in lateral view; **F**, pollinaria; **G**, style head. (*RN-5702*).

DISTRIBUTION.—Northeastern Madagascar, known only from the type from near Sambava.

HABITAT.—In coastal forest on sand. Flowering specimens seen from April.

Calyptranthera brevicaudata and *C. pubipetala* are both characterized by having short triangular connectival prolongations. *C. brevicaudata* is distinguished, however, by its larger and mostly glabrous corolla, with a patch of longer hairs only near the mouth. It probably also differs by its habitat (coastal forest in sand).

5. Calyptranthera pubipetala Klack., sp. nov.

Species haec C. brevicaudata *similis sed corollis minoribus vel intra tomentulosis differt; species duae a* C. caudiclava *connectiviis triangularibus breve prolongatis (sine calyptra) et lobis corollae con lineis rectis submarginalibus piliferis destitutis differt.*

TYPUS.—*RN-5702*, Distr. Antalaha, Cant. Ambohitralanana, RN2, 5 oct. 1953 (holo-, P; iso-, P).

Suffrutescent twiner with somewhat coriaceous leaves. Leaf blade ca. 5-8 × 3-3.5 cm, oblong to broadly elliptic, cuneate to truncate at base, acuminate, hairy beneath, glabrescent above or with a few remaining hairs especially along the midrib, without colleters at the very base above; primary and the reticulate secondary veins distinctly raised on both sides when dry; petiole 0.5-1 cm long, with dense erect reddish hairs. Inflorescences much shorter than the adjacent leaves; cyme umbel-like with reduced internodes on a short stalk, when older elongated with distinct scars of earlier umbels; pedicels of different length, up to 2 cm long; bracts 2-3 mm long. Calyx lobes ca. 2.4 × 1.1 mm, longer than the corolla tube, ovate-triangular. Corolla of unknown colour; tube ca. 0.4 mm long; lobes ca. 5.5-6.5 × ca. 3 mm, elliptic, rounded at the apex, glabrous outside, shaggy inside but with glabrous right margin and with longer straight ± erect white hairs near the base but without a line of long straight submarginal hairs; margins glabrous. Staminal column ca. 1.3 mm high; filament cylinder below pollinaria entrances very short; anthers with connectives excluded ca. 0.9 mm long, strongly papillate along the margin of the thecae; connectives triangular, only slightly projecting above the thecae, free, papillate on both sides. Corona lobes spathulate, ca. 1 mm long, truncate at the apex, bent outwards, longer than the connectives, papillate. Pollinia ca. 0.15 mm long. Style narrow and cylindric at lower half but slightly conical below the style head, ca. 0.5 mm high; style head ca. 0.4 mm high.—Fig. 9, 10.

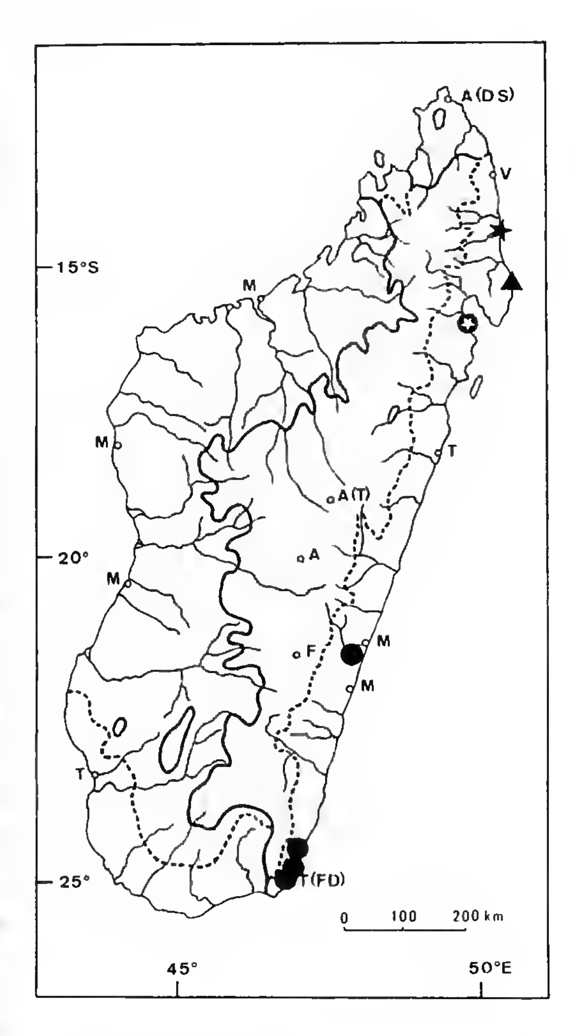


Fig. 10.—Distribution of ***Calyptranthera caudiclava*** (●), ***C. grandiflora*** (✪), ***C. pubipetala*** (▲) and ***C. brevicaudata*** (★).

DISTRIBUTION.—Northeastern part of Madagascar, known only from the type locality at Masoala peninsula.

HABITAT.—Savoka. Flowering specimen seen from October.

Calyptranthera pubipetala differs from *C. caudiclava* by lacking a calyptra above the anthers as well as a submarginal straight line of bulbous hairs on the corolla and furthermore by its condensed inflorescence. In these characters it is similar to *C. brevicaudata*. It differs from all *Calyptranthera* by having the corolla lobes almost entirely pubescent.

Acknowledgments
I wish to thank Dr. David GOYDER, Kew, for improving the manuscript and Ms. POLLYANNA LIDMARK, Stockholm, for providing the illustrations. Financial support for part of this study has been given by grants from the Royal Academy of Sciences (J.A. Wahlbergs Minnesfond) and from Uddenberg-Nordingska stiftelsen.

REFERENCES

HOLMGREN P.K., HOLMGREN N.H. & BARNETT L.C. 1990.—*Index Herbariorum 1. The Herbaria of the World*, ed. 8. *Regn. Veg.* 120, New York.

HUMBERT H. 1955.—Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année Biol.*, sér 3, 31: 439-448.

KLACKENBERG J. 1987.—Revision of the genus *Tachiadenus* (Gentianaceae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 9: 43-80.

KLACKENBERG J. 1992a.—Taxonomy of *Secamone* s.lat. (Asclepiadaceae) in the Madagascar Region. *Opera Botanica* 112: 1-127.

KLACKENBERG J. 1992b.—Taxonomy of *Secamone* (Asclepiadaceae) in Asia and Australia. *Kew Bull.* 47: 595-612.

KLACKENBERG J. 1995.—Taxonomy and phylogeny of the SE Asian genus *Genianthus* (Asclepiadaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 117: 401-467.

KLACKENBERG J. 1996a.—The new genus *Calyptranthera* (Asclepiadaceae) from Madagascar. *Novon* 6: 25-27.

KLACKENBERG J. 1996b.—Revision of the Malagasy genus *Pervillea* (Asclepiadaceae) and its phylogenetic relationship to *Calyptranthera*. *Nord. J. Bot.* 16: 165-184.

SWOFFORD D.L. 1991.—*PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony.* Champaign, Illinois, Computor program distributed by the Illinois Natural History Survey.

Manuscript received 2 September 1996;
revised version accepted 25 February 1997.

Deux nouvelles espèces de *Pittosporum* (Pittosporaceae) de Nouvelle-Calédonie

Christiane TIREL
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
tirel@mnhn.fr

Jean-Marie VEILLON
Laboratoire de Botanique, Centre ORSTOM,
B.P. A5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.
veillon@noumea.orstom.nc

MOTS CLÉS
Pittosporum,
Pittosporaceae,
Nouvelle-Calédonie.

RÉSUMÉ
Deux nouvelles espèces de *Pittosporum*, caractérisées par des inflorescences paniculiformes et la présence de poils glanduleux, sont décrites et illustrées. Une clé de détermination du « groupe *paniculatum* » est proposée.

KEY WORDS
Pittosporum,
Pittosporaceae,
New Caledonia.

ABSTRACT
Two new species of *Pittosporum* provided with paniculate inflorescences and glandular trichomes are described and illustrated. A key for the species of the "*paniculatum* group" is proposed.

Dans les inflorescences composées du genre *Pittosporum*, la contraction peut aller jusqu'à la constitution de glomérules de fleurs sessiles (TIREL & VEILLON 1995a,b). À l'inverse, lorsque tous les axes inflorescentiels sont bien développés, l'organisation correspond manifestement à celle d'une panicule de cymes (thyrse), plus ou moins ombelliforme. Parmi les espèces de Nouvelle-Calédonie qui offrent ce dernier type d'inflorescence, certaines sont bien caractérisées par l'existence de poils glanduleux pluricellulaires sur les axes inflorescentiels. Dans ce groupe, les fleurs possèdent des pétales toujours bien individualisés, entièrement libres ou coalescents dans la partie inférieure ; l'ovaire, dont la loge ne s'étend pas jusqu'à la base, donne un fruit nettement rétréci dans la partie inférieure ; la surface de la capsule presque lisse sur le frais devient généralement grumeleuse sur le sec. Présentant cet ensemble de caractères, deux espèces nouvelles, proches de *Pittosporum heckelii* Brongn. & Gris, sont reconnues et décrites.

Pittosporum bernardii Tirel & Veillon, **sp. nov.**

A P. heckelii *foliis oblongis apice obtuso, pilis glandulosis sparsioribus in inflorescentiae axis, pedicellorum bracteiis mox caducis, alabastris obovatis, floribus magnis staminibus et stigmate dilatato munitis, calice dimidio breviore, staminibus diu corolla adnatis differt.*

TYPE. — *Bernardi 10025*, Nouvelle-Calédonie, Oui-Pouin, 500-700 m, 6 sep. 1965, fl. (holo-, P ; iso-, G).

Arbuste dressé, grêle, haut de 3-4 m ; écorce gris clair ; ramilles lenticellées. Plante glabre, sauf sur les axes inflorescentiels. Feuilles groupées par 2-6 sur les extrémités en pseudo-verticilles bien espacés les uns des autres ; pétiole long de 1,5-2,5 cm ; limbe de 8-19 × 1,5-4 cm, étroitement oblong, aigu à la base (bords arrondis), obtus au sommet, à marge finement révolutée, papyracé à subcoriace, sur le frais vert foncé et brillant dessus, plus clair dessous. Nervure médiane bien marquée ; 8-11 paires de nervures secondaires très obliques, extrêmement fines mais discernables sur le sec.

Inflorescences terminales, grêles, longues de 8-15 cm : grappes à 2-3 noeuds de ramifications verticillées formant des pseudo-ombelles de 2-7 fleurs ; axes inflorescentiels lâchement garnis de petits poils glanduleux, un peu plus denses sur les pédicelles ; axes primaire et secondaires longs de 2-6 cm ; pédicelles extrêmement grêles, longs de 2-3 cm, axillés par de petites bractées très tôt caduques. Boutons obovés. Fleurs parfumées, vraisemblablement hermaphrodites ; 5 sépales brièvement connés à la base, ovés-triangulaires, de 3-4 mm de longueur seulement, à pubescence réduite à quelques poils marginaux ; 5 pétales blancs, longuement obovés, de 16 mm env. de longueur et 4 mm dans la plus grande largeur, s'étalant sur toute la moitié supérieure à l'anthèse, restant longtemps étroitement coalescents dans la partie inférieure ; 5 étamines fertiles dépassant la gorge de la longueur des anthères, soit 3 mm, à filets longs de 7-8 mm, d'abord fortement adnés à la corolle ; pistil haut de 10 mm env., à ovaire obovoïde, velu, à style élancé, à stigmate largement capité et légèrement 4-lobé ; loge 1, ne s'étendant pas jusqu'à la base de l'ovaire, à ovules nombreux sur les 2 placentas pariétaux.

Fruits globuleux, brièvement stipités, à peine comprimés dans le plan de la fente de déhiscence, de 1,5 cm de diamètre env. ; 2 valves cordiformes, bombées, à surface glabre, finement granuleuse sur le sec. Graines, plus de 30 par capsule, anguleuses par compression, longues de 5-7 mm. — Fig. 1F-J.

PARATYPES. — *Balansa 2494*, forêt au nord de La Conception, 700 m, juin 1869, fr. (P) ; *Veillon 320*, Oui-Pouin, 500 m, 6 sep. 1965, fl. (P).

Une centaine d'années après BALANSA, cette espèce a été récoltée au-dessus de Oui-Pouin, sur grauwackes.

Avec ses inflorescences grêles, *P. bernardii* ressemble à *P. heckelii* mais, chez ce dernier, les feuilles sont obtriangulaires-obovées et apiculées-acuminées au sommet, la pilosité glanduleuse est plus dense sur les axes de l'inflorescence, en particulier sur les pédicelles, les bractées sont persistantes à la base des pédoncules et des pédicelles, les boutons floraux sont

pointus, le calice atteint 8 mm (presque de même longueur que le filet des étamines), les fleurs sont unisexuées, dans les fleurs ♂ les étamines ne sont pas adnées à la corolle et le stigmate est à peine différencié.

Pittosporum mackeei Veillon & Tirel, **sp. nov.**

A P. heckelii *foliis ellipticis-obovatis latioribus, saepe magioribus et pseudoverticillastris paucioribus, inflorescentiae axibus sine magnis bracteis ad basim, pilis glandulosis brevioribus, alabastris apice obtuso, petalis latioribus differt.*

TYPE. — *MacKee 16734*, Nouvelle-Calédonie, haute vallée de la Tchamba, 150 m, 10 mai 1967, fl. ♀ (holo-, P ; iso-, NOU, P).

Arbuste ou arbre grêle haut de 4-8 m ; rameaux à écorce gris beige, lenticellée, rugueuse. Plante glabre sauf sur les inflorescences. Feuilles groupées par 5-10 sur les extrémités en pseudoverticilles bien espacés les uns des autres ; pétiole long de (1-)2-4 cm ; limbe de (6-)10-21 × (2-)3-8 cm, généralement largement elliptique, parfois un peu obové, aigu à la base, obtus et brièvement apiculé au sommet, parfois faiblement crénelé-ondulé sur les bords, papyracé à subcoriace, sur le frais vert foncé et brillant dessus, plus clair dessous (plutôt décoloré sur le sec). Nervation fine mais bien visible sur le sec ; 8-11 paires de nervures secondaires espacées, à arches d'anastomoses situées à 1 cm env. des marges ; fin réseau de nervilles parfois distinct.

Inflorescences 1-3 en position terminale, longues de 4-14 cm, relativement grêles ; grappes à 1-4 noeuds de ramifications, ces dernières un peu échelonnées ou verticillées, terminées par des cymes ombelliformes de 3-5 fleurs ; axes inflorescentiels garnis de petits poils glanduleux ; axes primaires et secondaires longs de 2-10 cm, pédicelles grêles, longs de 0,5-1,5 cm ; bractées étroitement triangulaires, longues de 2-10 mm, les dernières en rosette à la base des pédicelles, délicates et tombant en fin de floraison, parfois bractéoles sur les pédicelles. Boutons ovés-oblongs, obtus au sommet. Fleurs parfumées, fonctionnellement mâles ou femelles, observées sur des individus distincts (plante probablement dioïque) : sépales libres, étroitement ovés et acuminés-caudés, longs de 3-6,5 mm, garnis de petits poils glanduleux ; pétales blancs, oblongs-obovés, de 14-17 mm de longueur et 4-5 mm dans la plus grande largeur, d'abord coalescents mais se séparant à l'anthèse presque dès la base et souvent réfléchis sur plus de la moitié de leur longueur. Fleurs mâles à étamines bien exsertes à l'anthèse; à anthères oblongues de 2,5-3,5 mm, à filets de 7-9 mm, relativement épais ; pistil de 8-11 mm à style élancé et stigmate tronqué peu différencié, à ovaire velu. Fleurs femelles à étamines stériles de 5 mm env., à filet de même épaisseur que celui des grandes étamines ; pistil de 8-9 mm, à ovaire ellipsoïde, velu, à stigmate largement dilaté et 4-lobé ; loge 1, ne s'étendant pas jusqu'à la base de l'ovaire, à ovules nombreux sur les 2 placentas pariétaux.

Fruits ellipsoïdes-globuleux, à 2 valves, de 1 cm de hauteur env. (immatures), glabrescents, rétrécis sur le petit stipe basal et surmontés du style persistant. — Fig. 1A-E.

PARATYPES. — *Jaffré 2953*, Ponérihouen, hauteurs de Nato, 400 m, 30 mars 1988, j.fr. (NOU, P) ; *MacKee 16728*, haute vallée de la Tchamba, 150 m, 10 mai 1967, bout. ♂ (NOU, P) ; *18735*, ibid., 400 m, 29 avr. 1968, j.fr. (NOU, P) ; *28385*, Mt. Aoupinié, 500 m, 26 mars 1974, fl. ♂ (NOU, P) ; *Suprin 1115*, Pouembout, Forêt Plate, 500 m, 27 mars 1981, fl. (NOU, P).

Cette espèce a été trouvée dans les forêts denses humides des massifs du centre de l'île, sur terrains schisteux, calcaires ou sur grauwackes, à basse et moyenne altitudes.

Pittosporum mackeei est proche de *P. heckelii* mais, chez ce dernier, les feuilles sont nettement plus étroites et généralement groupées en pseudo-verticilles plus denses, de grandes bractées foliacées à subulées persistent à la base des inflorescences, les poils glanduleux sur les axes inflorescentiels sont souvent abondants et plus longs, les boutons sont pointus et les pétales plus étroits, les étamines restent peu visibles à l'anthèse.

Cette espèce se distingue de *P. bernardii* par plusieurs caractères, en particulier les feuilles beaucoup plus larges et généralement de forme elliptique, les pédicelles floraux dont la longueur

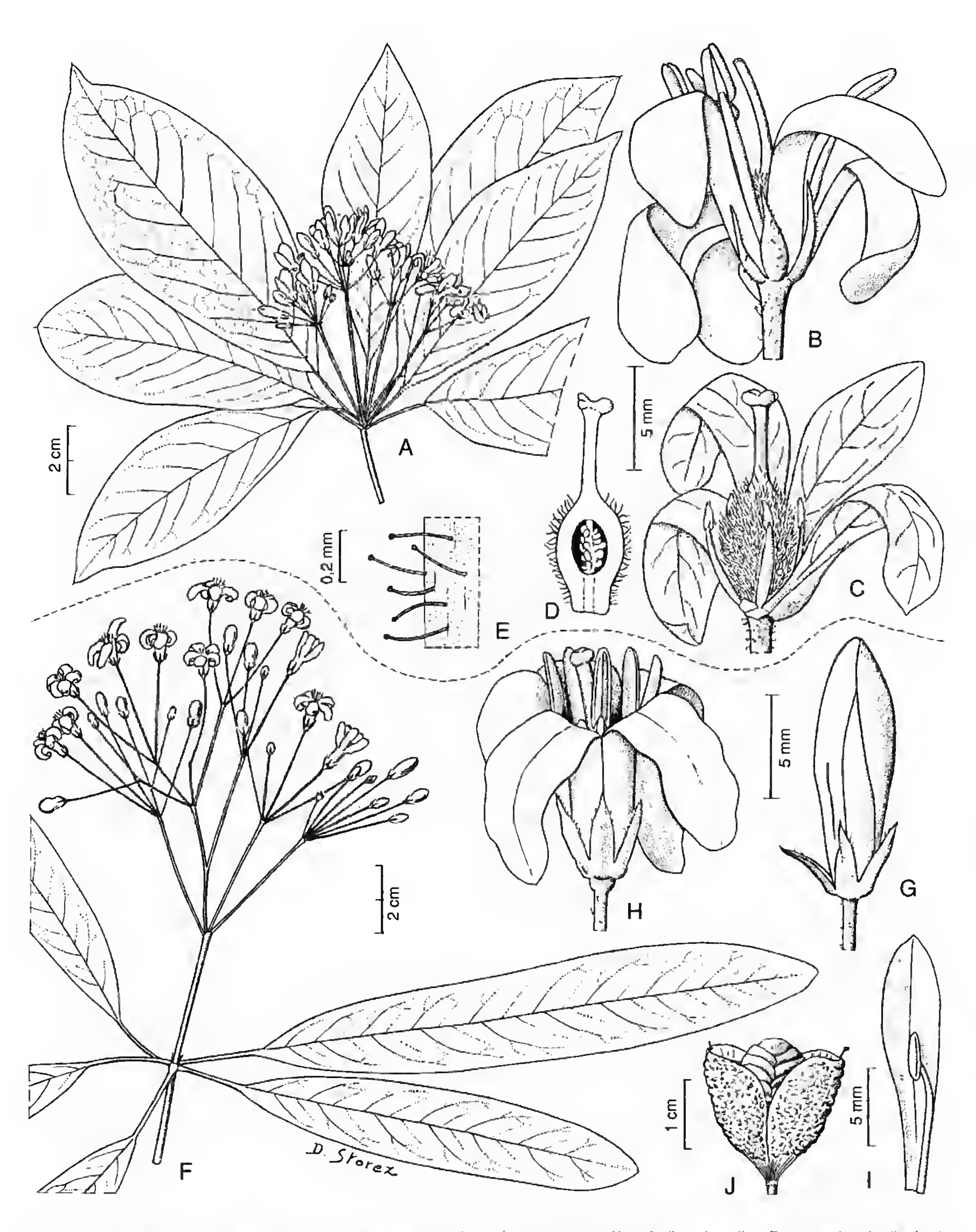


Fig. 1. — ***Pittosporum mackeei*** Veillon & Tirel : **A**, extrémité florifère ; **B**, fleur mâle ; **C**, fleur femelle ; **D**, coupe longitudinale du pistil ; **E**, poils glanduleux du pédicelle. (A, B, *MacKee 28385* ; C-E, *MacKee 16734*). — ***P. bernardii*** Tirel & Veillon : **F**, extrémité florifère ; **G**, bouton ; **H**, fleur hermaphrodite ; **I**, pétale ; **J**, capsule. (F-I, *Bernardi 10025* ; J, *Balansa 2494*).

ne dépasse pas 1,5 cm, les fleurs fonctionnellement unisexuées dont les étamines ne sont pas adnées à la corolle.

Comme de très nombreux taxons cités dans la Flore de la Nouvelle-Calédonie, cette espèce est basée sur un échantillon de Hugh S. MACKEE, le grand botaniste disparu auquel elle est dédiée.

Outre ces deux nouveautés, le groupe à inflorescences paniculiformes garnies de poils glanduleux comprend trois autres espèces :

Pittosporum paniculatum Brongn. & Gris, Bull. Soc. Bot. France 11 : 188 (1864).

Pittosporum heckelii Dubard, Ann. Mus. Col. Marseille, ser. 2, 9 : 51 (1911).

P. heckelii var. *longisepala* Guillaumin, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 6 : 303 (1934), syn. nov.

P. cheesmanii Guillaumin, Ann. Mag. Nat. Hist., London, ser. 12, 6 : 613 (1953), syn. nov.

P. dognyense Guillaumin, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 31 : 173 (1959), syn. nov.

Pittosporum pronyense Guillaumin, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. 26 : 256 (1920).

Clé des *Pittosporum* du « groupe *paniculatum* »

1. Ovaire glabre ou presque. Plante strictement liée aux terrains ultra-basiques, dans les massifs du sud et la région de Kouaoua-Canala . . . . 1. **P. pronyense**

1'. Ovaire pubescent à très velu. Plantes croissant surtout en terrain schisteux, dans la région du nord et du centre 2

2. Grandes panicules à axes inflorescentiels robustes, atteignant 32 cm de longueur ; fleurs jaune pâle ; étamines longuement exsertes à l'anthèse ; anthères de 4,5-6 mm. Feuilles atteignant 65 cm de longueur, étroitement obovées, à base longuement atténuée-cunéiforme souvent depuis l'insertion sur le rameau . . . . 2. **P. paniculatum**

2'. Panicules ou pseudo-ombelles à axes grêles, ne dépassant pas 12 cm ; fleurs blanches, parfois rouge foncé à l'extérieur ; étamines ± exsertes à l'anthèse ; anthères de 2-3,5 mm. Feuilles à limbe ne dépassant pas 16 cm ou si plus grand de forme largement elliptique-obovée ; pétiole bien individualisé 3

3. Calice de 3-4 mm à sépales ovés-triangulaires, brièvement connés à la base ; fleurs présentant à la fois des étamines fertiles et un pistil à stigmate bien dilaté ; pétales restant longtemps coalescents dans la moitié inférieure ; pas de bractées oblongues emboitées à la base de l'inflorescences. Feuilles étroitement oblongues . . . . 3. **P. bernardii**

3'. Calice de 4-12 mm à sépales acuminés-caudés, libres ; fleurs fonctionnellement unisexuées ; dans les fleurs à grandes étamines, présence d'un pistil à stigmate à peine différencié ; pétales généralement libres dans la partie inférieure à l'anthèse 4

4. Feuilles étroitement obtriangulaires-obovées. Nombreuses bractées oblongues de 1-3 cm à la base de l'inflorescence ; axes inflorescentiels à pubescence glanduleuse souvent dense ; boutons pointus . . . . 4. **P. heckelii**

4'. Feuilles largement elliptiques-obovées. Parfois quelques écailles à la base de l'inflorescence ; axes inflorescentiels à pubescence glanduleuse très courte et éparse ; boutons obtus au sommet . . . . 5. **P. mackeei**

RÉFÉRENCES

TIREL Ch. & VEILLON J.-M. 1995a. — Six nouvelles espèces de *Pittosporum* (Pittosporaceae) à fruits ornementés de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 16 : 195-212.

TIREL Ch. & VEILLON J.-M. 1995b. — Une nouvelle espèce de *Pittosporum* (Pittosporaceae) de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 17 : 7-10.

Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ;
version révisée acceptée le 10 janvier 1997.

Ce travail a été effectué dans le cadre du programme pluriformations Biodiversité terrestre en Nouvelle-Calédonie, avec le soutien du programme national DIVERSITAS.

A synopsis of woody Portulacaceae in Madagascar

Urs EGGLI
Städtische Sukkulenten-Sammlung, Mythenquai 88,
CH-8002 Zürich, Switzerland.

ABSTRACT
The relationships of the endemic woody Madagascan genera *Talinella* Baillon and *Dendroportulaca* (*gen. nov.*) are discussed. *Talinella* (5 species) is unique in the family for its juicy-mucilaginous berry-like fruits, while *Dendroportulaca* (monotypic) has unique spicate inflorescences but shares operculate fruits with the herbaceous genus *Portulaca*. *Talinella* and *Dendroportulaca*, which share similar smooth black and apparently primitive seeds, are probably primitive within the phylogeny of the family, and their relationships to the African woody genera *Ceraria* and *Calyptrotheca* (Portulacaceae) as well as to Basellaceae are discussed. The genus *Talinella* is monographically revised and a key to its 5 species is presented. *T. microphylla* and *T. pachypoda* are described as new. *Dendroportulaca* is monotypic with *D. mirabilis* also newly described. All taxa are illustrated.

KEY WORDS
Portulacaceae, *Talinella*, *Dendroportulaca*, Madagascar.

RÉSUMÉ
Les affinités des genres malgaches, endémiques et ligneux, *Talinella* Baill. et *Dendroportulaca* (*gen. nov.*) sont discutées. Au sein des Portulacaceae *Talinella* (5 espèces) est unique par ses fruits bacciformes juteux-mucilagineux, et *Dendroportulaca* est unique par des inflorescences en épis tout en présentant des fruits operculés comme dans le genre herbacé *Portulaca*. *Talinella* et *Dendroportulaca*, qui possèdent en commun des graines noires, lisses et apparemment primitives, ont probablement une position primitive dans la phylogénie de la famille et leurs affinités avec les genres ligneux africains *Ceraria* et *Calyptrotheca* (Portulacaceae), de même qu'avec les Basellaceae, sont discutées. La révision de *Talinella* est présentée sous une forme monographique avec une clé de détermination des 5 espèces. Deux nouvelles espèces, *Talinella microphylla* et *T. pachypoda* sont décrites. *Dendroportulaca* est monotypique et l'espèce *D. mirabilis* est également décrite pour la première fois. Tous les taxons sont illustrés.

MOTS CLÉS
Portulacaceae, *Talinella*, *Dendroportulaca*, Madagascar.

INTRODUCTION

The recent interest in caudiciform (term introduced by G.D. ROWLEY in 1948 for plants with succulent basal storage organ and ± mesophytic, often annual, aerial stems; ROWLEY 1987) plants among collectors of succulents and other xerophytes has brought to light many interesting taxa from Madagascar, predominantly of genera of Cucurbitaceae (e.g. *Trochomeriopsis, Xerosicyos*) and Passifloraceae (*Adenia*), but also occasionally from other systematic groups.

Such an introduction was also the starting point for the investigations which led to the present paper: Some years back, the author received an unidentified caudiciform from the extreme N of Madagascar. It was soon clear that this plant was a member of the genus *Talinella*, but attempts to identify it as to species were unsuccessful and showed that the genus was in need of revision.

HISTORICAL SUMMARY

Members of Portulacaceae are not conspicuous amongst the xerophytic and succulent vegetation of Madagascar (e.g. not mentioned in RAUH 1995). Casual examination of herbarium holdings shows that apart from *Talinella* (3 species described) there are a handful of species of *Portulaca* and the occasional specimen of *Talinum*, the latter no doubt representing neophytic weeds.

Talinella was described by BAILLON (1886a, 1886b) with the single species *T. boiviniana*, whose geographic origin within Madagascar was not mentioned. Its primary distinctive character according to BAILLON is the ovary, which is divided into two locules—a character which is unique in the family and which makes the systematic placement of the genus difficult (PAX & HOFFMANN 1934: 261; CAROLIN 1993). FRANZ (1908: 19) even went so far as to exclude the genus from the Portulacaceae, speculating about possible affinities to the Aizoaceae on account of the bilocular ovary.

A second species, *T. dauphinensis*, was described by SCOTT ELLIOT in 1891 from the vicinity of Fort Dauphin, and in 1915, DANGUY described *T. grevei* from near Morandava, comparing it with *T. dauphinensis*.

Half a century later, LEANDRI (1962) published the new monotypic genus *Sabouraea* which he associated, though with a question mark, with the Flacourtiaceae. Only three years later, LEANDRI (1965) recognized the synonymy of *Sabouraea* with *Talinella*, and reported that the parietal placentation indicated in the illustrations which accompanied the protologue of *Sabouraea* must be an error of observation. A careful examination of *Sabouraea sarmentosa* now reveals that it is conspecific with *Talinella grevei*. *Talinella* does not seem to have been the subject of further studies, with the exception of the superficial and uninformative study of NYANANYO (1986) who concluded on the basis of stomatal patterns that the genus properly belongs to the Portulacaceae. Since the species of *Talinella* are virtually unknown in cultivation (except some collections cultivated in the Heidelberg Botanic Garden for many years, and the more recently introduced material which was the reason to initiate this study), it is also absent from contemporary succulent plant literature (e.g. RAUH 1995)—a notable fact since its taxa appear to be quite widespread in the xerophytic vegetation of SW Madagascar. The synoptical revision that follows is mainly based on herbarium specimens at K, MO, P and Z, as well as on ample living material of *Talinella pachypoda*.

Checking the folders with undetermined Portulacaceae for material of *Talinella* revealed the presence of a second woody-shrubby genus of similar appearance in Madagascar. Despite the paucity of material available, it will subsequently be described as *Dendroportulaca*, to make the name available for a forthcoming treatment of the family for the Flore de Madagascar.

GENERIC RELATIONSHIPS

Relationships amongst the genera of Portulacaceae are still insufficiently known (HERSHKOVITZ 1993; HERSHKOVITZ in ms.) and this is equally true for the whole group of families, including Didiereaceae, Basellaceae and

Cactaceae (HERSHKOVITZ in litt.). Since no specific ancestral taxa (outgroups) can be recognized, character interpretation and cladistic studies are at present difficult to carry out. Both PAX & HOFFMANN (1934) and CAROLIN (1993) placed *Talinella* in the family Portulacaceae, but as a genus of very uncertain position. While its general habit—apart from its sarmentose growth—is rather suggestive of some taxa of *Talinum* (e.g. *T. portulacifolium* (Forssk.) Asch. ex Schweinf.) and is responsible for the generic name, several flower and fruit characters are notable: The septate ovary was already mentioned as an exceptional character by BAILLON (1886a), and its presence was recently confirmed by HERSHKOVITZ (pers. comm.). HERSHKOVITZ found that material probably representing *T. grevei* (specimen not recorded) had a bilocular ovary, each locule with a single ovule basally attached to the septum. In *T. boiviniana* (*Humbert 18878*, P), HERSHKOVITZ found an incompletely 4-locular ovary, i.e. a complete primary septum as in *T. grevei*, with 2 additional incompletely formed septae in the form of peg-like protrusions directed from the ovary wall towards the centre. This is in accordance with a notes made by BAILLON (1886a) on the basis of information supplied by the collector BOIVIN that the fruit was 4-locular with 1 seed per locule.

Unfortunately, BOIVIN made no notes about the fruits of *T. boiviniana*, but remarks on several herbarium specimens of *T. grevei* and observations of living material of *T. pachypoda* show that the fruits exhibit another exceptional character for the family, as they ripen into juicy mucilaginous berries. In *T. pachypoda*, these berries are indehiscent and slowly change from bright green to brownish-red. It appears that the septae disappear upon ripening, and BOIVIN possibly analysed unripe fruits. Berry-like fruits are very suggestive of members of Basellaceae, but since the other charactets (woody habit vs. twining lianas, stomatal patterns (NYANANYO 1986), inflorescence branching, and pollen) are in line with the variation found in Portulacaceae, the assignment of *Talinella* to the latter is not seriously questioned, though it certainly represents a very old member of this family, probably necessitating the creation of an additional tribe to accommodate it. Incidentally, NYANANYO (1990) placed *Talinella* in tribe Talineae, but the fruit characteristics are incongruent with his definition of the tribe.

The position of *Talinella* was also discussed by HERSHKOVITZ (1993). He places the genus in his "American/African group of the portulacaceous alliance", suggesting closest affinities with Didiereaceae and *Ceraria* and *Portulacaria*.

A further character of interest is the occurrence of unisexual flowers in *Talinella*, probably coupled with completely dioecious individuals at least in some cases. The available herbarium material does not allow firm conclusions, but it appears that completely unisexual inflorescences are rather the rule than the exception, and that apparently bisexual flowers could well be functionally unisexual, with either underdeveloped (or lacking) anthers or underdeveloped ovaries. All plants of *T. pachypoda* investigated are dioecious, and complete or partial dioecy is another rare character in the family, associated with woody habit in *Ceraria* and *Portulacaria*.

A comparison with other genera of Portulacaceae will have to include woody members with similar growth. These are *Ceraria* and *Calyptrotheca*, both from the African continent.

Calyptrotheca (2 species in E Africa): This genus is similar in its woody habit (though not sarmentose), semi-succulent deciduous leaves, inflorescence position and architecture (esp. the abbreviated contracted part-inflorescences with ± dichasial branching and the small bracts), basally hairy filaments, similar pollen (NYANANYO 1986: tab. 62; NYANANYO 1989), few-seeded fruits and smooth large black seeds. *Calyptrotheca* differs, however, in the following characters: Flowers much larger and apparently always hermaphrodite, style long exserted with capitate stigma (similar to species of Didiereaceae!), stamens more numerous, perianth forming a deciduous calyptra covering the fruit, fruit a dry capsule dehiscing from below with 6 irregular splits.

Ceraria (5 species in S & SW Africa); *Ceraria* resembles *Talinella* in its woody-shrubby habit (though not sarmentose), succulent deciduous leaves (often fascicled from short shoots), inflorescence position and architecture (often contracted fascicles), occurrence of unisexual flowers,

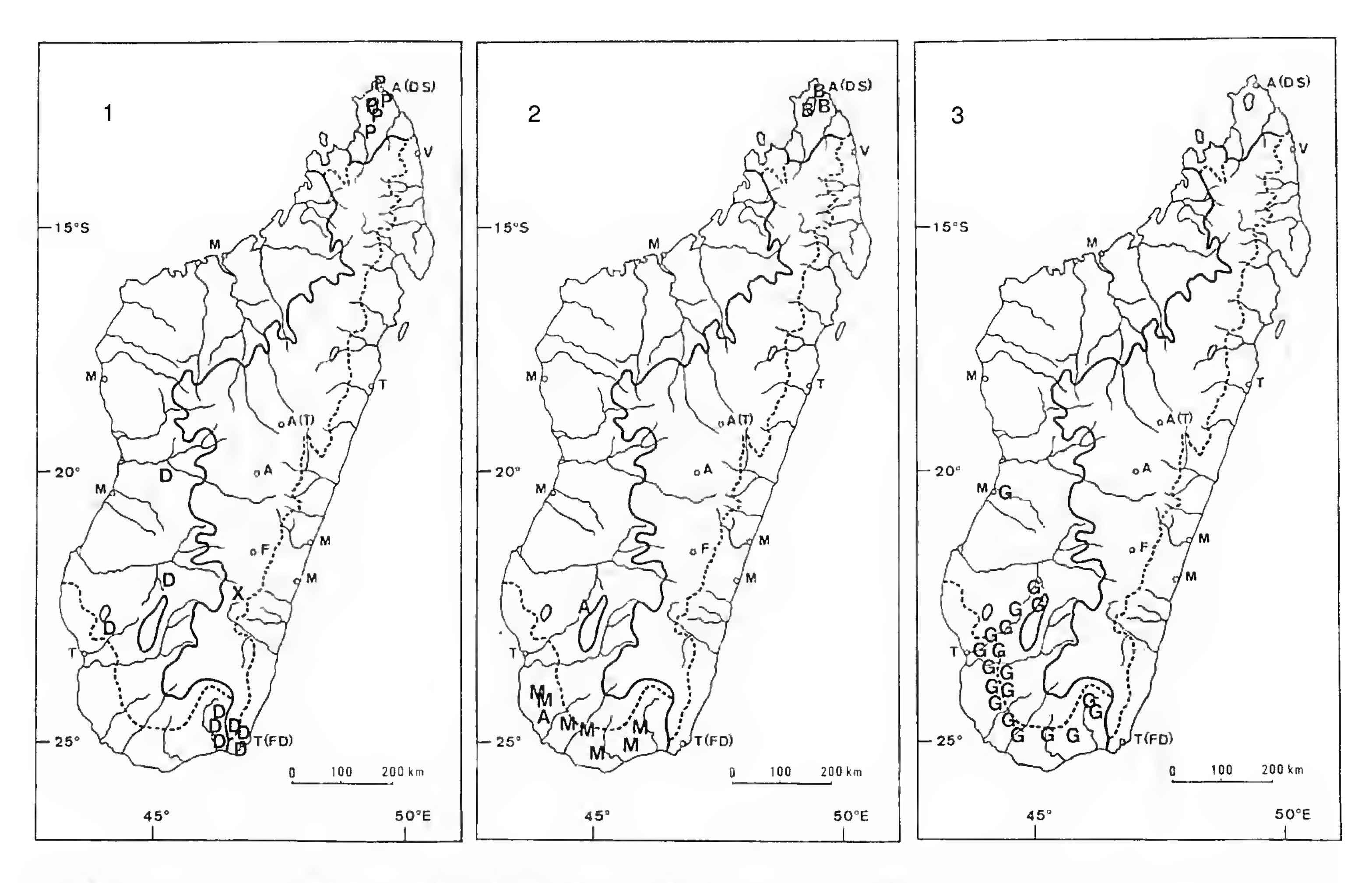


Fig. 1 (Maps 1-3).—The distribution of ***Dendroportulaca*** and ***Talinella***: Map 1 (left): D = *T. dauphinensis*, P = *T. pachypoda*, X = *Bosser 17406* + *17406bis* (see text for *T. dauphinensis*); Map 2 (center): A = *D. mirabilis*, B = *T. boiviniana*, M = *T. microphylla*; Map 3 (right): G = *T. grevei*.

ovaries with basal placentation, 2- to 3-fid style. It differs, however, in the perianth being persistent to fruiting stage and in the nut-like winged 1-seeded dry fruit.

Other genera with similarities include *Talinum* (Africa & Americas; similar seeds, but with hermaphrodite flowers and many-seeded capsules dehiscent from the base), and the monotypic *Amphipetalum* (Paraguay; similar but even more contracted part-inflorescences, similar flowers, basally hairy filaments, few-seeded fruits, but different by the long exserted style, capitate stigma [as in *Calyptrotheca*], persistent calyptra formed from perianth remains, and capsules opening from below with 3 valves, as well as papillose seeds).

At present and on morphological grounds, nothing can be said about the generic affiliation of *Talinella* (and also of *Dendroportulaca*, for discussion see the protologue). Both genera show unique combinations of characters, most of which are also known from one or another of the remaining genera of the family, but both also showing unique traits (berry-like fruits in *Talinella*, spicate inflorescences in *Dendroportulaca*) for the family, but present in the closely related Basellaceae. They can thus serve as yet another indication of the very close relationships between Basellaceae and Portulacaceae, and the woody habit of both *Talinella* and *Dendroportulaca* is rather suggestive of their possible ancestral "primitive" status. Molecular investigations currently being carried out by M. HERSHKOVITZ, which also embrace the equally closely related families Didiereaceae and Cactaceae, will probably shed more light on the intricate relationships in this group of families within the Caryophyllales.

DENDROPORTULACA Eggli, gen. nov.

Generis Talinellae *aspecto generali similis, sed maxime differt inflorescentiis ut videtur spicatis, filamentis lateraliter connatis quasi aspectu umbraculo, fructibus circumscissilibus, operculatis ut in genere Portulaca.*

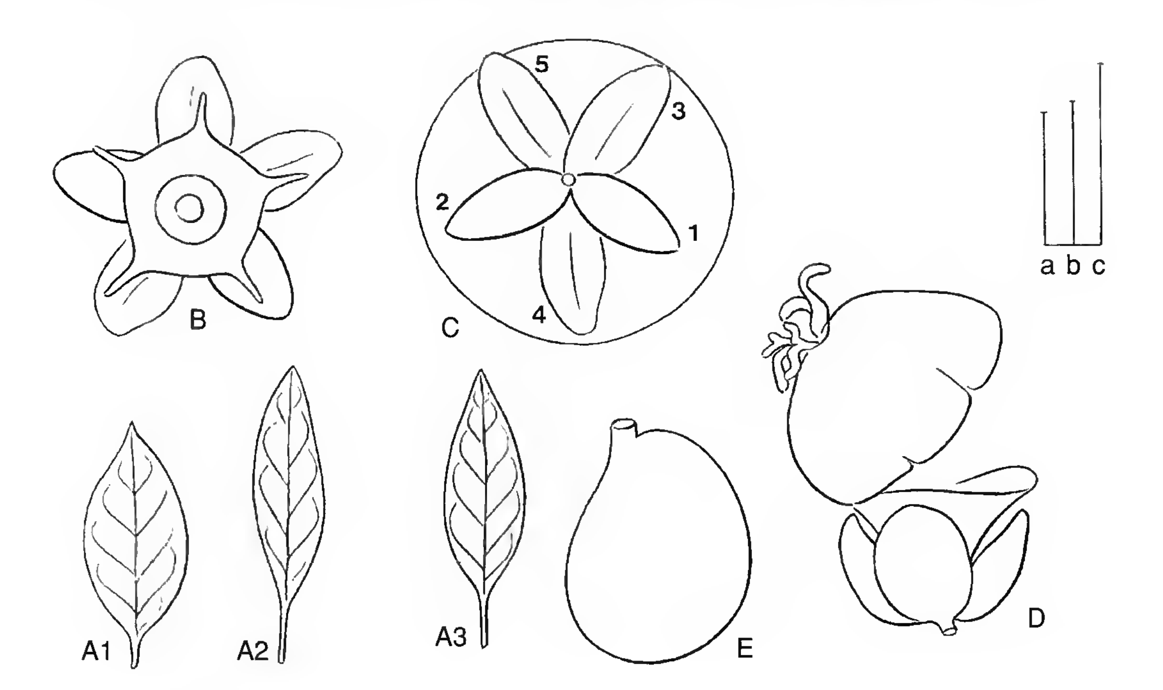


Fig. 2.—***Dendroportulaca mirabilis*: A**, variation in shape and size of leaves; **B**, spent flower seen from above with scar of fallen ovary and umbrella formed by the united filaments; **C**, fruit seen from below (1-2 "sepals", 3-5 "petals"); **D**, opened fruit in sideview; **E**, seed. (A1, B, C, E: holotype; A2, A3, D: *Morat 2510*). (A = scale a = 23 mm; B, C, D = scale b = 2 mm; E = scale c = 1 mm).

A single species only:

Dendroportulaca mirabilis Eggli, **sp. nov.**

Diagnosis ut in genere Dendroportulaca, *supra.*

TYPE.—*Humbert 28786*, Madagascar: "Plateaux et vallées de l'Isalo à l'ouest de Ranohira, grès et sables siliceux, Hte. vallée de la Malio, restes de forêt tropophile, 800-1250 m", 29 Jan.-2 Feb. & 8-10 Apr. 1955 (holo-, P!).

Deciduous shrub, probably 2-3 m tall with slender twigs with smooth brown bark without lenticels; lateral short shoots spreading, internodes ± 1 cm; leaves alternate, petiole 0.6-1 cm, lamina to 4.7 × 2 cm, ± ovate-elliptic with clearly visible main and secondary venation, probably slightly succulent, basally cuneate (often slightly asymmetrical), apically pointed, completely glabrous. Inflorescences dense many-flowered spikes, terminal on the lateral short shoots, 4-7 cm long; flowers probably hermaphrodite, sessile, small, ca. 0.8 cm diam.; perianth of 2 outer slightly thickish ± shallowly cucullate sepaloid segments and 3 inner thin-textured petaloid segments; stamens 5, filaments basally broadened and united into a thin-textured umbrella-like structure; anthers not seen; ovary probably globose; stigma 3 sessile minutely papillate lobes ca. 0.8 mm long; ovary 1-locular, placentation central, ovules ± 15. Fruits circumscissile capsules as in *Portulaca*, 3-4 mm diam., dehiscent in lower half, basal part ± flatly saucer-shaped, operculum semiglobose with attached stigma remains; seeds ± 15, black, glossy, absolutely smooth and without visible cell pattern, ca. 0.8 × 0.6 mm, laterally somewhat compressed with a small stump where the funicle was attached.—Fig. 1 (Map 2: A), 2, 3.

DISTRIBUTION.—SW Madagascar, seasonally dry forests, apparently rare.

NOTES.—Formal description and naming of this taxon was long deferred, and it is only known from two specimens in the Paris herbarium. It is not impossible that it has been more frequently collected, but specimens are probably filed with the indets in other families.

Dendroportulaca shows a unique combination of characters in the family, though all—with the exception of the umbrella-like structure formed by the laterally broadened filaments—are present in one or another genus. The smooth seeds are very reminiscent of those of other woody shrubby Portulacaceae, such as *Talinella* or *Calyptrotheca*, but no close relationship with any of these can be postulated on morphological grounds. Whether the circumscissile operculate capsules are homologous with those of the contracted capitulum-like inflorescence of the predominantly herbaceous genus *Portulaca* remains to be demonstrated. *Dendroportulaca mirabilis* is sufficiently distinct in all other characters to make a close relationship with *Portulaca* unlikely.

PARATYPE.—*Morat 2510* (P).

TALINELLA Baill.

Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1(72): 569 (1886).—Type: *Talinella boiviniana* Baill. (only element included in 1886).

Sabouraea Leandri, Adansonia, sér. nov., 2: 224-227 (1962), cf. LEANDRI 1965.—Type: *Sabouraea sarmentosa* Leandri = *Talinella grevei* Danguy.

Sarmentose deciduous shrubs, sometimes with arching branches or liana-like, or ± gnarled-contorted (*T. microphylla*) or with few ± strict laxly branched stems from a slightly swollen underground caudex (*T. pachypoda*); stems glabrous or papillose-hirsute, with compact peg-like to elongate short-shoots; leaves alternate, shortly petiolate, lamina slightly succulent to thickly fleshy, entire, lanceolate to (broadly) oblanceolate, underside normally with thickened midrib, secondary venation not visible, glabrous or papillate, sometimes (*T. grevei* p.p.) papillate-tomentose, esp. along margins and midvein on the underside.

Inflorescences various, large multi-flowered ± racemose panicles on branch tips (often involving upper short-shoots as well), or smallish few-



Fig. 3.—***Dendroportulaca mirabilis***: The holotype specimen (left × 0.28; right × 1.15).

flowered panicles terminal on short-shoots, often indistinctly dichasially branched but internodes often abbreviated; flowers variously irregularly fascicled or congested, sometimes unisexual, sometimes appearing hermaphrodite but at least in some species probably functionally unisexual, pedicellate, bracteate; perianth of 2 outer slightly fleshy glabrous or tomentose (rarely in *T. grevei*) sepaloid segments and 2-5 inner greenish to yellowish white or pink to dark red petaloid segments; stamens ± 20, ± whorled, filaments basally often hairy; anthers introrse; ovary ± globose, surrounded by a smallish nectary disc, bilocular (rarely incompletely 4-locular, e.g. *T. boiviniana*), each locule with a 1-few ovules basally attached to the septum; stigma lobes 2-3(-5), sessile or with a short style, thick and papillate or flattish and ± smooth.

Fruits indehiscent juicy-mucilaginous green to reddish purple round to slightly lemon-shaped glabrous berries; seeds few, (2-)4-10, black, smooth, ± glossy, ca. 1 mm long, laterally slightly compressed.

DISTRIBUTION.—Known only from Madagascar (excluding the moist forests of the E slopes).

NOTES.—The publication date is frequently cited as 1889 (which is the cover date of the periodical), but since the paper was presented in March 1886, it is reasonable to assume that publication was in the same year. Additional evidence comes from BAILLON (1886b) (erroneously cited as 1888 by NYANANYO 1986) where the Bulletin-publication is mentioned in a footnote.

Key to species

1. Inflorescence many-flowered (> 20 to > 100 flowers) long panicles to 30 cm and more 2
1'. Inflorescence few-flowered (5-20(-30) flowers), to 8 cm 3
2. Petals 5, whitish yellow to yellowish green; bracts inconspicuous; leaves large (4-6 cm), glabrous, broadest at middle .... **T. boiviniana**
2'. Petals 2, reddish purple (rarely greenish white); bracts ± conspicuous, dark-tipped; leaves small (1-2(-3) cm), papillate to finely tomentose esp. at margin and dorsally on midrib (rarely glabrous), broadest at middle or above .... **T. grevei**
3. Basal caudex present; young twigs glabrous with fibrous appearance or tomentose with white and dark brown hairs intermixed; basal stem parts forming a swollen caudex; petals 5, ± white to pale pink . . **T. pachypoda**
3'. Young twigs glabrous; basal caudex absent; petals 2 (rarely 3-5), white, yellowish, greenish white or pale pink 4
4. Thin-stemmed shrubs; leaves large (3-6 cm), thin-textured, broadest below middle; inflorescence to 8 cm, peduncles and pedicels long and very slender, to 2 cm .... **T. dauphinensis**
4'. Compact ± contorted shrubs, stems and branches often knobbly-gnarled; leaves minute (0.5-0.8 cm), thick-textured, broadest above middle; inflorescence to 2.5 cm, peduncles and pedicels to 0.8 cm, slender .... **T. microphylla**

Talinella boiviniana Baillon

Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1(72): 569 (1886).— Type: *Boivin s.n.* [*2576*], 1848 (holo-, P!; iso-, Z! [dated 1853, but probably date when received]).

Sarmentose shrubs to 3 m (sometimes described as "lianoïde"); stems glabrous, without lenticels, young twigs ± longitudinally striate when dry; leaves 4-6 cm long, only slightly fleshy, glabrous, described as brilliant green with waxy touch, lanceolate, acute, broadest ± at middle, midrib raised below.

Inflorescences large lateral or terminal branched thyrsoid panicles, glabrous, sometimes with several hundred flowers, main branches sometimes subtended by leafy bracts, part inflorescences contracted; bracts inconspicuous; pedicels 2-3 mm; flowers apparently ± hermaphrodite but

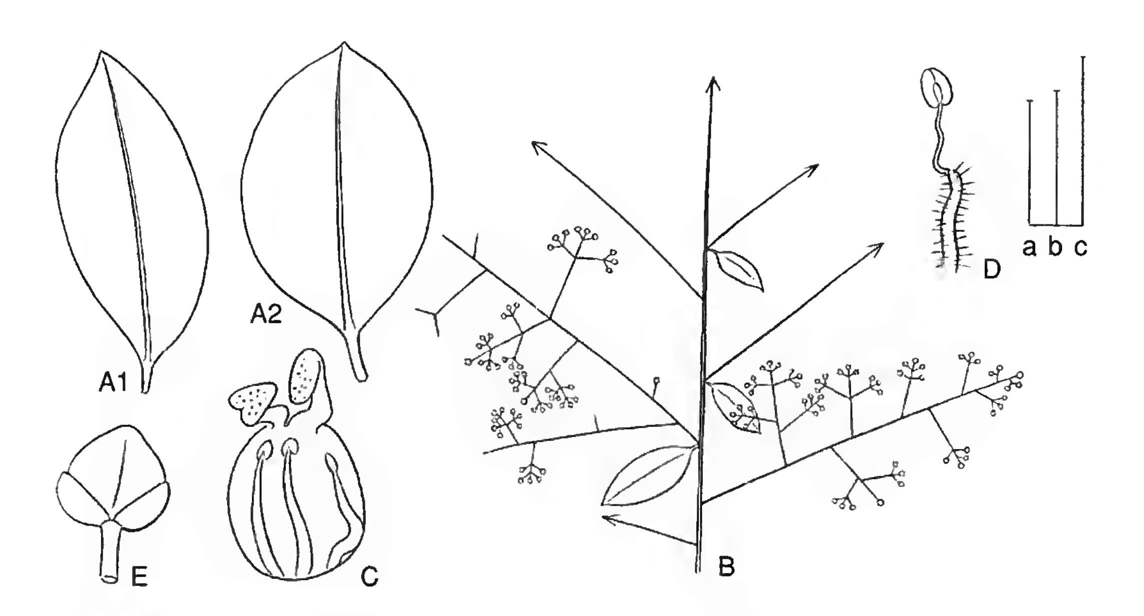


Fig. 4.—***Talinella boiviniana***: **A**, variation in leaf shape; **B**, schematic architecture of flowering branch; **C**, gynoecium with staminodes; **D**, inner stamen; **E**, developing fruit. (A, B, C, E: holotype; D: *Humbert 18940*). (A = scale a = 23 mm; E = scale a = 5 mm; B, C = scale b = 2 mm).

probably functionally unisexual; sepals 2, slightly thickish; petals 5, whitish yellow to yellowish green; outer filaments glabrous, inner filaments basally hairy, from a reddish-violet nectary disc; style short or absent, stigma lobes 2, ± sessile, thickish, papillose. Fruits and seeds not observed.—Fig. 1 (Map 2: B), 4.

DISTRIBUTION.—Extreme N Madagascar (region of Antsiranana [Diégo Suarez]), seasonally dry forests on limestone outcrops, 10-300 m.

VERNACULAR NAME.—"Vahilóko" (*Humbert 18878*).

NOTES.—This species appears to be rather local and is probably rare, judging from the limited number of available collections. The huge inflorescences (described as "une vaste grappe" in the protologue) are characteristic. *T. boiviniana* is closely related with *T. pachypoda*, which has much smaller inflorescences, however, and differs in several other characters as well.

MATERIAL EXAMINED.—*Boivin 2576* (type, P, Z); *Cours 5428* (P); *Humbert 18878* (P), *18940* (P); *Humbert & Cours 32237* (P).

Talinella dauphinensis Scott Elliot

J. Linn. Soc. Bot. 29: 4 (1891).—Type: Based on 4 syntypes: *Scott Elliot 2551, 2679, 2716, 2972a*. The selection of a lectotype is deferred for the moment until all SCOTT ELLIOT collections at K can be examined. The only specimen seen is *Scott Elliot 2717*, and this has been received as type, but is not in the list of syntypes given in the protologue (the number *2716*, however, is in the list, and a printing error is likely).

Sarmentose shrub or subshrub 0.5-1.5 m tall; stems palish ochre grey-brown, with scattered lenticels, glabrous or minutely papillate, young twigs glabrescent, longitudinally striate when dry; leaves hardly fleshy, 4-7 cm long, narrowly to broadly lanceolate, usually broadest below middle, pointed, glabrous, midrib prominent below, colour not described.

Inflorescences ± few-flowered (5-10(-20) flowers), to 8 cm long from short-shoots or terminal on long shoots, peduncle and pedicels very slender filiform, pedicels to 2 cm; bracts inconspicuous; flowers hermaphrodite; sepals 2, slightly thickish; petals 2 (rarely up to 5), whitish, yellowish or greenish white; filaments basally hairy, white or rose to reddish; ovary pale pink (or green ?); style very short or absent; stigma lobes 2(-3), sessile, thick, terete, spreading, papillose. Fruits and seeds not observed.—Fig. 1 (Map 1: D), 5.

DISTRIBUTION.—Common in the SE of Madagascar around Tolanaro (Fort Dauphin), with scattered collections in SW and W Madagascar, thickets or xerophytic scrub to deciduous forests on sandy soils or granite- and gneiss-derived ground, to 1000 m (occasionally to 1400 m).

NOTES.—Most collections of *T. dauphinensis* have been made in the region of Fort Dauphin, where the type was collected. Its relatively few-flowered inflorescences with thin filiform peduncles and pedicels are very characteristic, and it shows no close affinities with any of the other taxa of the genus. The scattered collections from SW and W Madagascar are notable. It is unknown whether they are last isolated remnants of a once wider distribution, or whether the taxon is simply under-collected. Since *T. grevei* is present throughout the region and is well-collected, the former hypothesis might be more reasonable.

Special problems are posed by a pair of collections by Bosser, i.e. *Bosser 17406* and *17406bis*, from the region of Ihosy ("Route de Ranotsara"), marked with X on Map 1. *Bosser 17406bis* without doubt represents typical *T. dauphinensis*, while *Bosser 17406* clearly is a specimen of *T. pachypoda*, which is not otherwise known outside the extreme N tip of Madagascar. Since a numbering error can be excluded (J. BOSSER, pers. comm.), it is highly desirable to ascertain the occurrence of *T. pachypoda* so far south by further collections.

MATERIAL EXAMINED.—Anonymous in *Service Forestier 23* (P); *Bosser 17406bis* (P); *Capuron 11755-SF* (P), *22397-SF* (P); *Croat 31953* (K, MO, P); *Gereau et al. 3209* (K, MO, P); *Humbert 12448* (P), *12804* (P), *13115* (P), *13269* (P), *13403* (P), *13737*

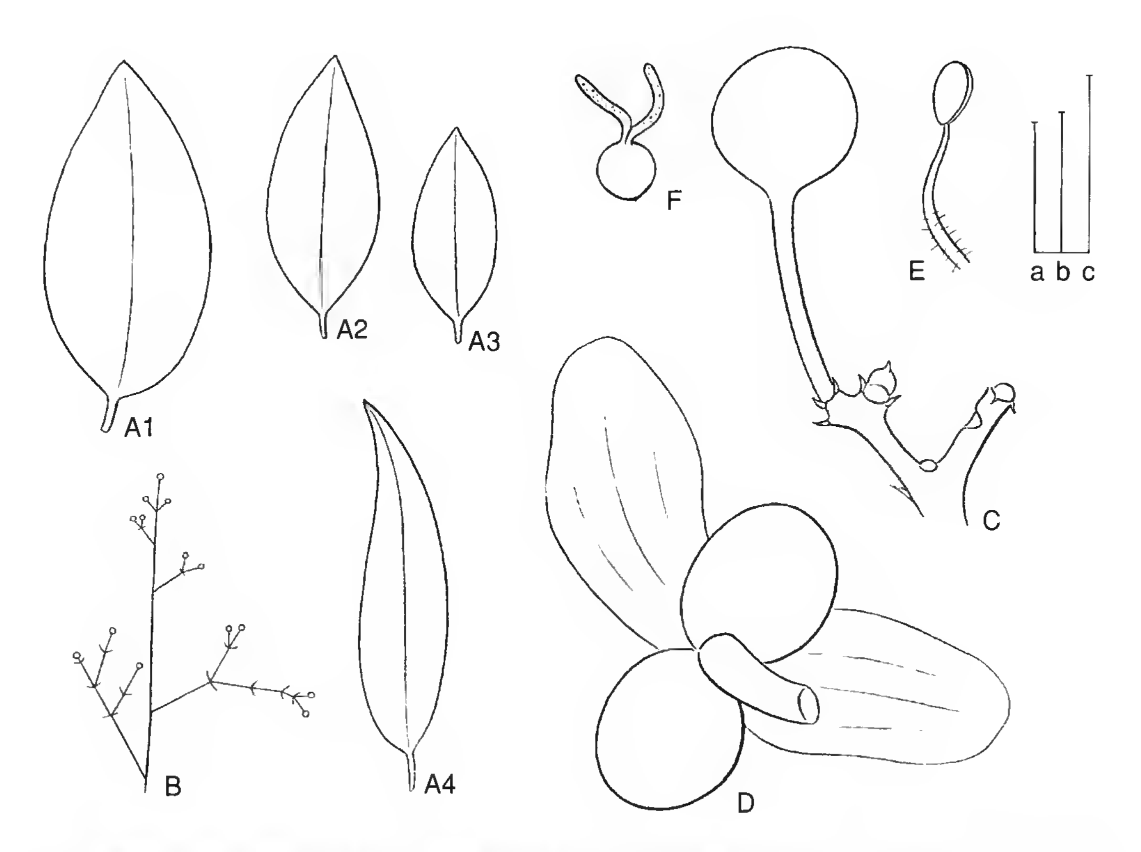


Fig. 5.—***Talinella dauphinensis***: **A**, variation in leaf shape and size; **B**, schematic architecture of inflorescence; **C**, branching of part-inflorescence with bracts and scars of fallen flowers; **D**, flower seen from below; **E**, stamen; **F**, gynoecium. (A1, A2, A3, B: *Scott-Elliott 2717*; A4: *Bosser 17406bis*). (A = scale a = 23 mm; C, D, E, F = scale b = 2 mm).

(P), *13847* (P), *14200* (P), *20758* (P), *20785* (P); *Humbert & Capuron 29017* (P), *29150* (P); *Perrier 1385* (P), *12533* (P); *Phillipson & Milijaona 3522* (MO); *Rakotoson 10784-RN* (P); *Scott Elliot 2717* (K, P; see discussion of typification above).

Talinella grevei Danguy

Not. Syst. (Paris) 3: 159 (1915, dated 1914).—Type: *Grevé 262*, Madagascar, SW of Be-Kapake, near Morandava (holo-, P!).

Sabouraea sarmentosa Leandri, Adansonia, sér. nov., 2: 226 (p. 225), *syn. nov.*—Type: *Leandri & Ratoto Jean de Dieu 3558* (holo-, P!).

Sarmentose shrubs 2-4 m, sometimes described as "lianoïde" with side branches arching over; stems finely papillate to bristly tomentose at least when young (papillae/bristles all white), rarely glabrous; leaves smallish to medium in size, 1-2.5(-3) cm long, roundish spatulate, broadest ± at middle or above, lamina glabrous or papillate, margins papillate to finely tomentose, midrib prominent below, papillate to tomentose.

Inflorescences numerous, terminal on short shoots (rarely also terminal on long shoots), many-flowered (20-80 flowers), paniculate to racemose, axis papillose-tomentose (papillae/hairs all white), rarely glabrous; bracts conspicuously dark-tipped; pedicels 1-2 mm; flowers apparently hermaphrodite or female; sepals 2, thickish, sometimes papillate-tomentose; petals 2, red-purple to maroon (pale greenish white in *Phillipson et al. 2700*); filaments basally sometimes irregularly united, basally hairy; style ± 1 mm with 2 (3 or 5?) tortuous spreading stigma lobes, these flattened and only slightly papillate.

Fruits described as a "bunch of grape", probably ± globose, green; seeds laterally compressed, reniform, black, smooth, glossy.— Fig. 1 (Map 3: G), 6.

DISTRIBUTION.—Widespread in S and SW Madagascar, often in *Didierea* xerophytic scrub on sandy soils, 100-400 m.

VERNACULAR NAMES.—"Dango Porotsy" (*Phillipson 1653*); "Pikala" (*Richard 0140*); "Sarondra" (*Humbert 12873*).

NOTES.—This is the most wide-spread taxon of the genus, presenting considerable variation in several characters. The numerous contemporaneous inflorescences terminal on lateral short shoots and the normally reddish flowers are characteristic, and the normally conspicuous papillose to bristly-tomentose indumentum of leaf margins and inflorescences is a further key character. In contrast to *T. pachypoda* with a similar indumentum, the papillae are uniformly white in *T. grevei* (white and dark brown mixed in *T. pachypoda*).

T. grevei is closely allied to *T. microphylla*, which occurs around the S & SW limits of the range of *T. grevei*.

MATERIAL EXAMINED.—*Basse s.n.* (P); *Bosser 10462* (P), *14226* (P), *14390* (P, TAN [not seen]), *15673* (P), *15722* (P); *Capuron 11880-SF* (P); *Chauvet 288*

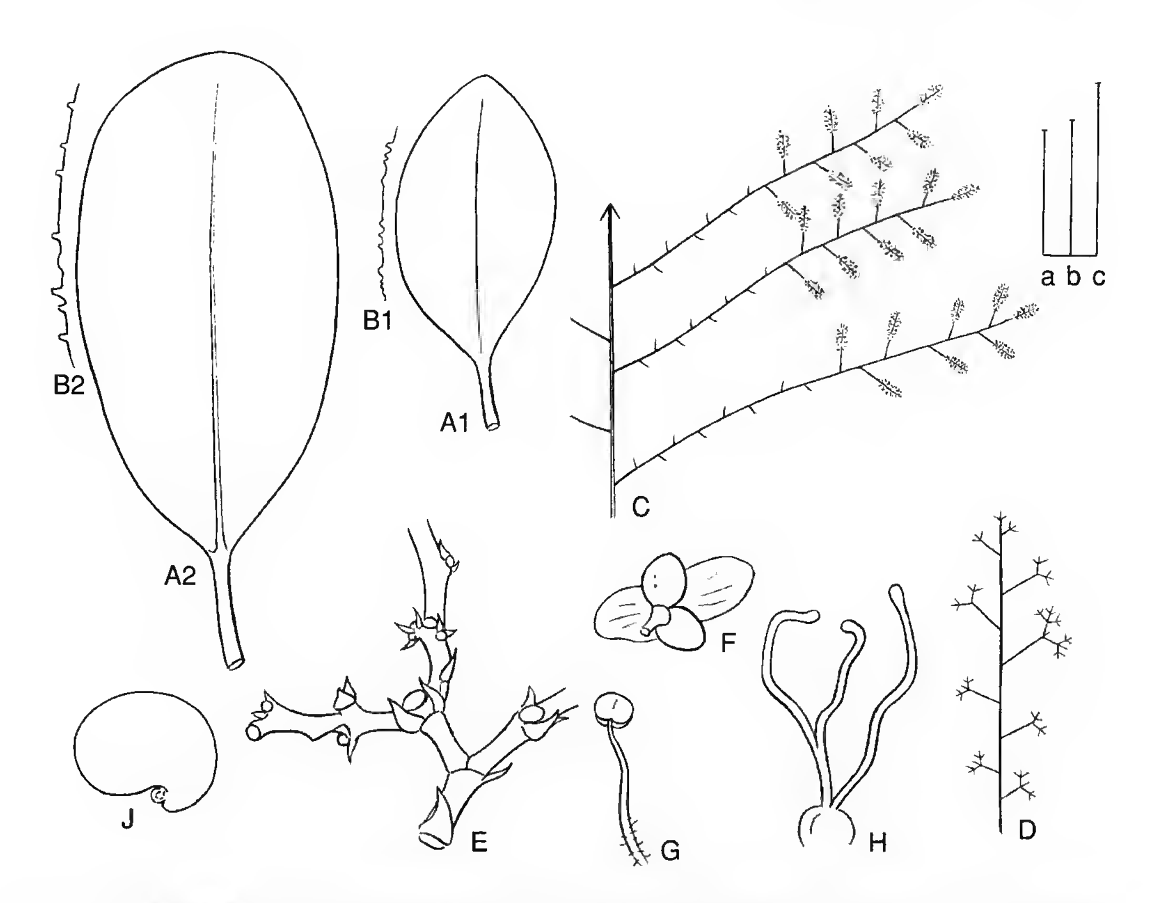


Fig. 6.—***Talinella grevei***: **A**, variation in leaf shape and size; **B**, papillae of leaf margin and surface; **C**, schematic architecture of flowering branch; **D**, schematic architecture of part-inflorescence; **E**, branching of part-inflorescence with bracts and scars of fallen flowers; **F**, flower seen from below; **G**, stamen; **H**, gynocium; **J**, seed. (A1, B1: holotype; A2, B2, F, G, H: *Phillipson & Rabesihanaka 3130*; C, E: *Phillipson 1665*; D: *Phillipson 2779*; J: *Phillipson 1653*). (A, E, F = scale a = 5 mm; G, H = scale b = 2 mm; B, J = scale c = 1 mm).

(P); *Decary 18694* (P); *Dorr et al. 3966* (K, MO, P), *4097* (K, MO, P); *Geay 3321* (P), *3356* (P), *5292* (P); *Grevé 20* (P), *262* (type, P); *Homolle 1568* (P); *Humbert 2804* (P), *12461* (P), *12753* (P), *12873* (P), *13402* (P), *19616* (P), *20300* (P), *29404* (P); *Humbert & Capuron 29420* (P), *29461* (P); *Keraudren 684* (P), *907* (P), *1306* (P), *1430* (P), *1475* (P); *Leandri & Rakoto Jean de Dieu 3558* (type of *Sabouraea sarmentosa*, P), *3720* (P); *Liede et al. 2735* (MO); *Morat 720* (P, TAN [not seen]), *2541* (P, TAN [not seen]); *Perrier 19026* (P), *19043* (P); *Petit s.n.* (P); *Phillipson 1653* (MO, P), *1665* (MO, P), *2700* (K, MO, P), *2779* (K, MO, P); *Phillipson & Rabesihanaka 3130* (K, MO, P); *Poisson 350* (P), *711* (P); *Richard 0140* (K); *Service des Eaux et Forêts 415-SF* (P), *4113-SF* (P).

Talinella microphylla Eggli, **sp. nov.**

A Talinella grevei *differt foliis glabris, multo minoribus crassioribusque, caulibus glabris lenticellis absentibus, caulibus veteribus plus minusve contortis, inflorescentia minore bracteis inconspicuis.*

TYPE.—*Humbert 20221*, Madagascar, "environs du lac Tsimanampetsotsa (Côte SW), bush xérophile des coteaux et plateaux calcaires rocailleux, 2-200 m", 14 Feb. 1947 (holo-, P!).

Contorted shrubs or small trees 0.5-1(-2) m with pale grey ± smooth bark, often ± knobbly, without lenticels; young twigs glabrous (very rarely with scattered bristly papillae), smooth, not conspicuously longitudinally striate when dry; leaves glabrous, minute, 0.3-0.8 cm long, spatulate to almost round, thickly fleshy, broadest above middle, tips minutely apiculate, round or emarginate, midvein prominent below or not visible.

Inflorescences terminal on short shoots, to 2.5 cm overall, few-flowered (1-5 flowers); bracts inconspicuous; pedicels 5-8 mm, thin; flowers hermaphrodite or unisexual and plants dioecious, female flowers without staminodes (always ?); sepals 2, slightly thickened; petals 2 (rarely 3), pink (rarely greenish ?); filaments basally minutely papillate or glabrous; style 1-2 mm with 3 tortuous spreading apically flattened ± glabrous stigma lobes; fruits and seeds not observed.—Fig. 1 (Map 2: M), 7.

DISTRIBUTION.—S Madagascar, xerophytic scrub on limestone plateaus and plains, or on sandy soils, 2-200 m.

VERNACULAR NAMES.—"Draky Draky" (*Humbert 20229,* Mahafaly idome).

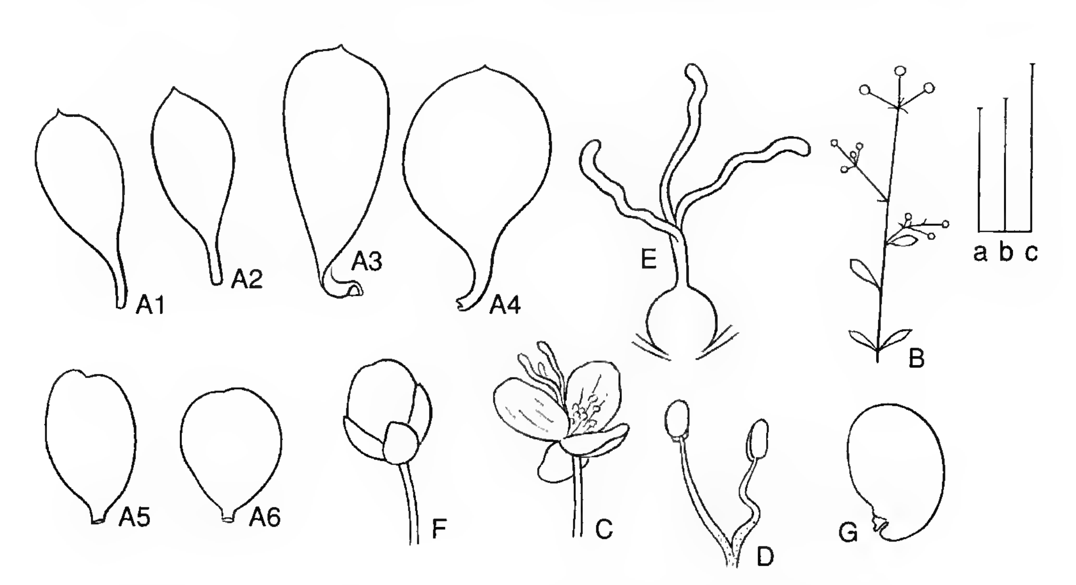


Fig. 7.—***Talinella microphylla***: **A**, variation in leaf shape and size; **B**, schematic inflorescence architecture; **C**, flower; **D**, stamina; **E**, gynoecium; **F**, developing fruit; **G**, seed. (A1-A4, B, C, D, E: holotype; A5-A6, F, G: *Capuron 28983-SF*). (A, C, F = scale a = 5 mm; D, E, G = scale b = 2 mm).

NOTES.—*T. microphylla*, so named for its exceedingly small leaves (the smallest in the genus), appears closely related to *T. grevei*, whose range is adjacent or probably just overlapping. The new species was first regarded as a depauperate form of *T. grevei* from more arid habitats. Consistent differences (glabrous thickly succulent leaves, ± contorted stems without lenticels, few-flowered inflorescences) have led to the decision to recognize it as a separate taxon. Its close relationship with *T. grevei* is apparent in the similar flowers and especially the similarly flattened and almost glabrous stigma lobes.

PARATYPES.—*Bosser 3752* (P), *4101* (P), *14436* (P), *15737* (P); *Capuron 28983-SF* (P); *Chauvet 414* (P); *Humbert 20229* (P); *Keraudren 1405* (P); *Morat 3951* (P); *Peltier 5871* (P); *Phillipson 2737* (K, MO, P).

Talinella pachypoda Eggli, **sp. nov.**

Differt a T. boiviniana *statura minore, caulibus caudiciformibus, basaliter inflatis et succulentis, inflorescentia minore.*

TYPE.—*Röösli & Rechberger s.n.*, Madagascar, Diégo Suarez, Montagne des Français, SE flank, 7-8 km from Diégo Suarez (ca. 12°19.5'S, 49°20'E), 1989 (holo-, ZSS).

Smallish divaricate to strict shrublets to 1 m (occasionally 2.5 m) with basal inflated succulent caudex; older stems with scattered lenticels, young twigs glabrous and longitudinally striate with fibrous appearance or laxly to densely bristly-tomentose (bristly papillae white and dark brown mixed), sometimes ± glabrescent; leaves large, 4-7 cm long, slightly succulent, lanceolate, pointed, glabrous, green, underside sometimes flushed purplish, broadest ± at middle, margins sometimes ± wavy, midrib prominent below.

Inflorescences mostly when plants are leafless, terminal on short shoots, branched but densely congested with ± fasciculate part-inflorescences, 20- to 30-flowered, glabrous; bracts inconspicuous; pedicels 1-2.5 mm; flowers unisexual and plants dioecious; sepals 2, slightly thickish, pale greenish; petals 5, ± white to pale pink, sometimes 1 petal intermediate to sepals; stamens ± 20, filaments basally hairy, pale pink; ovary

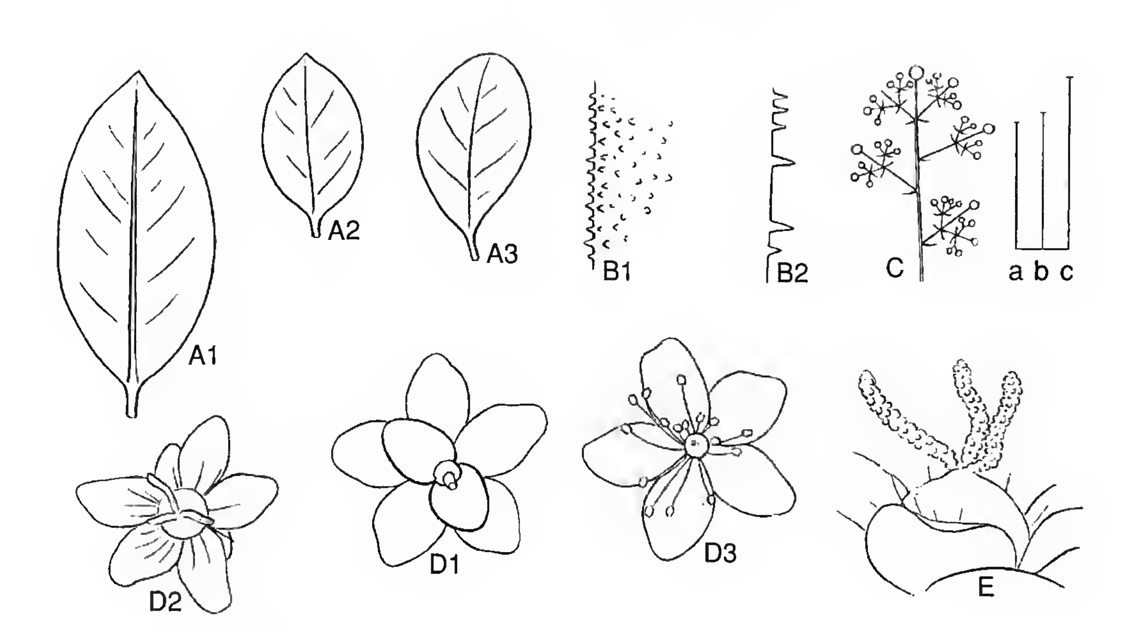


Fig. 8.—***Talinella pachypoda***: **A**, variation in leaf shape and size; **B**, indumentum of twigs; **C**, schematic inflorescence architecture; **D**, flowers (1 seen from below, 2 female seen from above, 3 male seen from above); **E**, detail of stigma. (All drawn from the holotype). (A = scale a = 23 mm; B1, E = scale b = 2 mm; B2 = scale c = 1 mm; D = scale a = 5 mm).

green, globose; style absent, stigma lobes 3, sessile, thickish, papillate.

Fruits ripening into grape-like greenish-brown to greenish-red berries, young fruits shortly beaked and lemon-shaped; seeds reniform, laterally compressed, black, smooth, glossy.—Fig. 1 (Map 1: P), 8.

DISTRIBUTION.—Extreme N tip of Madagascar in the Montagnes des Français, deciduous forests and forest margins on limestone, to 600 m. (See also comment under *T. dauphinensis*).

NOTES.—*T. pachypoda* is notable for the basal caudex (for which it was named) which is already apparent in small seedlings, and which is underground or aboveground in habitat. The aerial shoots are probably semi-deciduous under adverse conditions, but larger shrubs are also reported. The root systems of the other species of *Talinella* have not been described, but none of the numerous specimens examined mentions basal thickenings or swellings. It is therefore assumed that the basal caudex of *T. pachypoda* is diagnostic, even though its uniqueness cannot be established beyond doubt.

The flowers (5 petals, sessile thick papillate stigma lobes) show the close relationship to the sympatrically occurring *T. boiviniana*, but the large inflorescences of the latter and the completely glabrous nature of its stems at once distinguish it. *T. pachypoda* is similar to *T. grevei* in its indumentum, but unlike the latter, it shows a mixture of white and dark brown bristly papillae. *T. pachypoda* is the only taxon of the genus which is amply represented in cultivation, based on seed propapagtion from the holotype collection. As far as known, it is completely dioecious.

PARATYPES.—*Bosser 5928* (P), *17406* (P; see comment under *T. dauphinensis*); *Decary 14555* (P); *Gentry 11943* (P); *Perrier 16325* (P); *Phillipson 1993* (MO, P).

Acknowledgments

I am very grateful to M. HERSHKOVITZ, Smithsonian Institution, Washington D.C., for making available his preliminary analyses of *Talinella* gynoecia, as well as for his stimulating discussions on the family relationships. The curators of the herbaria at K, MO and P are thanked for making part of their holdings available for this study. *S. Rapanarivo* (TAN) has kindly provided a list of relevant material at the TAN herbarium. Living material of *T. pachypoda* was also studied on the base of material supplied from the private collection of W. RÖÖSLI and R. HOFFMANN, Zürich, and their help has been invaluable. M. GRUBENMANN and W. RÖÖSLI have in addition supplied photographs, for which the author is very grateful. U. WOY (Erlenbach) very kindly contributed the final ink drawings which illustrate this paper; and J. LÜTHY (Bern) corrected the Latin diagnoses. Thanks are furthermore due to an anonymous reviewer for numerous suggestions to improve the present contribution.

REFERENCES

BAILLON H. 1886a.—Un nouveau type réduit de Portulacacées. *Bull. Mens. Soc. Linn.* Paris 1(72): 569.

BAILLON H. 1886b.—Portulacacées, in *Histoire des Plantes*, vol. 9. Hachette, Paris (publication date of this part according to TL2).

CAROLIN R. 1993.—Portulacaceae: 544-555, in KUBITZKI K. et al. (eds.): *The families and genera of flowering plants* 2. Springer, Berlin, etc.

DANGUY P. 1915.—Contributions à la flore de Madagascar. *Not. Syst. (Paris)* 3: 157-159 (dated 1914, publ. July 1915).

FRANZ E. 1908.—Beiträge zur Kenntnis der Portulacaceen und Basellaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 42 (Beiblatt 97): 1-46.

HERSHKOVITZ M.A. 1993.—Revised circumscriptions and subgeneric taxonomies of *Calandrinia* and *Montiopsis* (Portulacaceae) with notes on phylogeny of the portulacaceous alliance. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 333-365.

LEANDRI J. 1962.—*Sabouraea*, genre nouveau de Flacourtiacées (?) de Madagascar. *Adansonia*, sér. nov., 2: 224-227.

LEANDRI J. 1965.—*Sabouraea* synonyme de *Talinella*. *Adansonia*, sér. nov., 5: 357.

NYANANYO B.L. 1986.—The taxonomic position of *Talinella* Baillon (Portulacaceae). *Feddes Repert.* 97: 771-773.

NYANANYO B.L. 1989.—Taxonomy of the endemic African genera of the Portulacaceae (Centrospermae). *Feddes Repert.* 100: 235-239.

NYANANYO B.L. 1990.—Tribal and generic relationship in the Portulacaceae (Centrospermae). *Feddes Repert.* 101: 237-241.

PAX F. & HOFFMANN K. 1934.—Portulacaceae: 234-262, in ENGLER, A. & PRANTL, K. (ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 16c. Engelmann, Leipzig.

RAUH W. 1995.—*Succulent and xerophytic plants of Madagascar*, vol. 1. Strawberry Press, Mill Valley.

ROWLEY G.D. 1987.—*Caudiciform and pachycaul succulents*. Strawberry Press, Mill Valley.

SCOTT ELLIOT G.F. 1891.—New and little-known Madagascar plants, collected and enumerated by G. F. Scott Elliot. *J. Linn. Soc., Bot.* 29: 1-45.

Manuscript received 26 August 1996;
revised version accepted 22 January 1997.

Systematic wood anatomy of *Myodocarpus*, *Delarbrea*, and *Pseudosciadium* (Araliaceae)

Alexei A. OSKOLSKI
Botanical Museum, V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,
Prof. Popov Str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia.

Porter P. LOWRY II
Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.
lowry@mobot.org
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
lowry-p@mnhn.fr

Hans Georg RICHTER
Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft,
Leuschnerstrasse 91, 21031 Hamburg, Germany.

KEY WORDS
Myodocarpus, *Delarbrea*, *Pseudosciadium*, Araliaceae, wood anatomy, vasicentric tracheids, phylogeny, New Caledonia.

ABSTRACT
Wood anatomical features examined in five species of *Myodocarpus*, four species of *Delarbrea*, and the single member of *Pseudosciadium* (Araliaceae) using light and scanning electron microscopy support the hypotheses that they are a closely related, monophyletic group, and that they form an ancient lineage that has survived and diversified on the island of New Caledonia, where all except two of the 17 species belonging to these genera are endemic. *Delarbrea* and *Pseudosciadium* have similar wood structure; the wood of *Myodocarpus* is distinctly more primitive (sensu BAILEY). These genera differ markedly in wood structure from other Araliaceae in the presence of apotracheal (diffuse and diffuse-in-aggregates) axial parenchyma, and wood features do not support earlier suggestions that *Myodocarpus* is intermediate between Araliaceae and Apiaceae. Within *Myodocarpus* two groups of species can be distinguished on wood characters, which correspond to the species with simple vs. pinnately compound leaves. The wide-ranging *D. paradoxa* subsp. *paradoxa* is the only taxon studied with numerous vasicentric tracheids, often regarded as an adaptation to water stress.

RÉSUMÉ

Les caractères anatomiques du bois ont été examinés pour cinq espèces de *Myodocarpus*, quatre espèces de *Delarbrea*, et l'unique espèce de *Pseudosciadium* (Araliaceae) aux microscopes photonique et électronique à balayage. Les résultats obtenus confirment que ces genres sont proches, constituent un groupe monophylétique et forment une lignée ancienne qui a survécu et s'est diversifiée en Nouvelle-Calédonie, où 15 des 17 espèces de ces genres sont endémiques. La structure du bois de *Delarbrea* et *Pseudosciadium* est semblable ; celle de *Myodocarpus* est bien plus primitive (sensu BAILEY). Ces trois genres ont une structure anatomique du bois nettement différente de celle des autres Araliaceae en raison de la présence d'un parenchyme axial apotrachéal (diffus à diffus-agrégé). L'ensemble des caractères observés n'est pas compatible avec l'idée que *Myodocarpus* occupe une position intermédiaire entre les Araliaceae et les Apiaceae. Chez les *Myodocarpus* deux groupes d'espèces peuvent être distingués par l'anatomie du bois : celles à feuilles simples et celles à feuilles composées. *Delarbrea paradoxa* subsp. *paradoxa*, à large répartition, est le seul taxon étudié à posséder de nombreuses trachéides vasicentriques, caractère souvent considéré comme une adaptation au stress hydrique.

MOTS CLÉS
Myodocarpus, *Delarbrea*, *Pseudosciadium*, Araliaceae, anatomie du bois, trachéides vasicentriques, phylogénie, Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

Myodocarpus, *Delarbrea*, and *Pseudosciadium* form a closely related group of genera centred in New Caledonia (LOWRY 1986a, 1986b). All ten species of *Myodocarpus* and the single species of *Pseudosciadium* are endemic to this island, situated in the southwest Pacific. Moreover, four of the six species of *Delarbrea* are likewise restricted to New Caledonia; *D. paradoxa* Vieill. subsp. *paradoxa* also extends through Vanuatu and the Solomon Islands to the Moluccan and Lesser Sunda Islands, and *D. michieana* (F. v. Muell.) F. v. Muell., previously placed in the monotypic genus *Porospermum* F. v. Muell., is endemic to Queensland, Australia (LOWRY 1986a, 1986b).

The plants of this alliance are monocaulous or sparsely branched treelets or trees ranging from ca. 1.5 to 20 m in height, with leaves that are densely clustered at the branch ends, and whose petiole bases are clasping, as in many other Araliaceae. The three genera share a number of other characters, including similar inflorescence structure and organization, articulated pedicels, an isomerous androecium, and a bicarpellate gynoecium, although each of these features also occurs individually elsewhere in the family. Their floral vasculature is also relatively primitive (EYDE & TSENG 1971). However, *Myodocarpus*, *Delarbrea*, and *Pseudosciadium* differ from all other Araliaceae by the presence of distinctive secretory oil ducts in the fruits (EYDE & TSENG 1971; LOWRY 1986a, 1986b), which appear to represent a derived character (synapomorphy). Moreover, the apotracheal axial parenchyma found in the wood of the first two genera is also unknown among other members of the family (RODRIGUEZ 1957; OSKOLSKI 1994; but see below regarding *Pseudosciadium*).

Myodocarpus stands out by being the only genus of Araliaceae with a dry, laterally compressed, schizocarpic fruit with a central carpophore, whose overall morphology is at least superficially similar to the fruits of many Apiaceae (by contrast, the fruits of *Delarbrea* and *Pseudosciadium* are terete drupes). On this basis, BAUMANN (1946) regarded *Myodocarpus* as a possible link between Araliaceae and its traditional sister group, Apiaceae (see also THORNE 1973), which together are widely recognized as comprising the order Araliales. More recently, however, a number of studies have questioned such an intermediate position for the genus (RODRIGUEZ 1957, 1971; EYDE & TSENG 1971; LOWRY

1986a, 1986b; OSKOLSKI 1994; PLUNKETT 1994; PLUNKETT et al. 1996). LOWRY (1986a) points out that the fruits of all three genera share a single basic anatomical plan, with each tissue present in the fleshy fruits of *Delarbrea* and *Pseudosciadium* having a direct homologue in those of *Myodocarpus*, including the characteristic oil ducts.

The close relationship between *Delarbrea* and *Myodocarpus* was first pointed out by VIEILLARD (1865). BENTHAM (1867), and later HARMS (1894-97), HUTCHINSON (1967), and TSENG & HOO (1982) placed these genera in the tribe Aralieae Benth., whereas VIGUIER (1906) and TAKHTAJAN (1987) treated them as members of a segregate tribe Myodocarpeae (erroneously referred to as Myodocarpineae by VIGUIER). The systematic placement of *Pseudosciadium* has a somewhat more complex history. When BAILLON (1878, 1879) first described *Pseudosciadium balansae*, he indicated that it was closely related to both *Delarbrea* and *Myodocarpus*, and further suggested that it was intermediate between them. In later treatments of Araliaceae (HARMS 1894-97; VIGUIER 1906, 1925; HUTCHINSON 1967), however, *Pseudosciadium* was separated from both genera, and included in the tribe Mackinlayeae, which was rigidly (and artificially) defined by valvate, clawed petals. The close relationship of *Pseudosciadium* to *Delarbrea* and *Myodocarpus* initially suggested by BAILLON was confirmed when oil ducts were observed in the fruits of *Pseudosciadium* by LOWRY (1986a, 1986b), who concluded on the basis of this and other characters that these three genera comprise a monophyletic group. He further suggested that they represent the relicts of an ancient araliaceous lineage forming part of a floristic ensemble that was able to survive in the relatively equable climates of New Caledonia, but was in large part eliminated from Australasia and elsewhere as a result of changing climatic conditions in Neogene times (see also RAVEN & AXELROD 1972, 1974; RAVEN 1980; LOWRY in press). More recently, PLUNKETT (1994 and PLUNKETT et al. 1996), using molecular and morphological characters to examine relationships within Araliales, concluded that the available data support the hypothesis that *Delarbrea* (the only one of the three genera under consideration here that was included in his study) is part of an ancient group from which both Araliaceae and Apiaceae evolved.

Structural features of wood offer a useful tool for improving our understanding of the systematic position of *Myodocarpus*, *Delarbrea*, and *Pseudosciadium* within Araliaceae, as well as the relationships among these three genera. Previously published data on the wood structure of these taxa are scanty, and hence insufficient to develop any conclusive interpretations. Only four species of *Myodocarpus* have been studied previously [*M. simplicifolius* Brongn. & Gris (KRIBS 1937; OSKOLSKI 1994); *M. pinnatus* Brongn. & Gris (SARLIN 1954); *M. fraxinifolius* Brongn. & Gris and *M. involucratus* Dubard & Vig. (RODRIGUEZ 1957); *Myodocarpus sp.* (RECORD & HESS 1944; METCALFE & CHALK 1950)], while only a single member of *Delarbrea* had been examined [*D. paradoxa* subsp. *paradoxa* (OSKOLSKI 1994)].

This study, which is part of a general survey of wood anatomy throughout the family (OSKOLSKI 1994, 1995, 1996; OSKOLSKI & LOWRY in prep.), examines the wood structure of a much larger sample of *Myodocarpus*, *Delarbrea*, and *Pseudosciadium*, and considers the results with regard to the systematic relationships of the group. The conclusions from such systematic analyses of wood structural features represent an important contribution to an overall understanding of the family, and will assist in preparing further revisions of Araliaceae for the Flore de la Nouvelle-Calédonie (LOWRY 1986a, 1986b, in prep.) and other regions in the Pacific (LOWRY 1987, 1988, 1989, 1990, in prep.; LOWRY et al. 1989). Moreover, this type of study provides additional morphological information for ongoing comparative phylogenetic analyses based largely on molecular data (PLUNKETT 1994; PLUNKETT et al. 1996).

MATERIALS AND METHODS

Most of the wood specimens examined were collected by the second author during field investigations

conducted in New Caledonia (voucher herbarium specimens are deposited at MO, NOU, P, and various other institutions). Some additional material was obtained from the wood collection of the Smithsonian Institution (USw), and one sample was taken from an individual growing in cultivation at the Botanical Garden of the V.L. Komarov Botanical Institute, St. Petersburg. Specimens examined in this study were mostly taken from trunks or stems with a secondary xylem radius of more than 10 mm (8 mm in *D. montana* Vieill. ex R. Vig. subsp. *arborea* (Vieill. ex R.Vig.) Lowry, and in *Delarbrea paradoxa* Vieill. subsp. *paradoxa*, and 5 mm in *D. michieana* F. v. Muell.).

Srandard procedures for the study wood structure were employed to prepare sections and macerations for light microscopic studies. Specimens for scanning microscopy were prepared according to Exley et al. (1977). Descriptive terminology and measurinents follow Carlquist (1988) and the I.A.W.A. List of Microscopic Features for Hardwood Identification (1989), except for the diameter of intervessel pits, for which the vertical dimension is recorded.

RESULTS

The wood anatomical data for *Myodocarpus simplicifolius* (USw W-4736) and *Delarbrea paradoxa* subsp. *paradoxa* (cult. in St. Petersburg) published earlier in Russian (Oskolski 1994) are included in the following descriptions.

Myodocarpus (Fig. 1A-B, 2A-B, 4A-D, 5A-B,D, 6A-D, 7F-H; Table 1).

Material studied.—**Myodocarpus elegans** Dubard & R.Vig. var. **gracilis** Dubard & R.Vig.: New Caledonia, Mé Ori, *Lowry 3377A*.—**M. fraxinifolius** Dubard & R. Vig.: New Caledonia, Rivière Bleue, *Lowry 3679*; sine loc., *Buchholz, USw 20844*.—**M. pinnatus** Brongn. & Gris: New Caledonia, Mt. Panié, *Lowry 3318*.—**M. simplicifolius** Brongn. & Gris: New Caledonia, Plateau de Dogny, *Lowry 3216*; sine loc., *USw W-4736*.—**M. sp. nov.**, ined.: New Caledonia, Mt. Taom, *Lowry 3772*.

Growth rings absent (*M. fraxinifolius* (Fig. 1A), *M.* sp. nov., ined. (*Lowry 3772*)) or indistinctly marked by zones of more abundant axial parenchyma tending to form long tangential lines (*M. pinnatus*, *M. elegans*), and also of more numerous vessels (*M. simplicifolius*, Fig. 1B).

Vessels rounded, rarely angular in outline, rather small (tangential diameter < 100 µm in *M. pinnatus*, and < 70 µm in the other species) and numerous (up to 282 per mm^2 in *M. elegans*); solitary mixed with few radial multiples of 2-3 (up to 7 in *M. elegans* and *M. fraxinifolius*). Vessel walls 2-6 µm thick. Tyloses not observed. Vessel elements (400-)830-1240 (-1470) µm in length. Perforation plates scalariform (Fig. 4A-C) with numerous bars (up to 20 in *M. elegans* and *M. simplicifolius*) and reticulate (Fig. 4D); rarely simple (observed in *M. fraxinifolius* only), in more or less oblique end walls. Intervessel pits alternate, opposite, and rarely scalariform (*M. elegans*, *M.* sp. nov., ined. (*Lowry 3772*), Fig. 5A), 4-6 µm in vertical diameter, rounded or oval, with slit-like apertures surrounded and/or interconnected by shallow, groove-like wall sculptures (Fig. 5B,D). Vessel-ray pits similar to intervessel pits in size and shape (*M. pinnatus* (Fig. 6B), *M. fraxinifolius*) or predominantly scalariform (*M. simplicifolius* (Fig, 6A,C), *M. elegans*, *M.* sp. nov., ined. (*Lowry 3772*), Fig. 6B). Helical thickenings absent.

Vasicentric and vascular tracheids not observed.

Fibres libriform, walls very thick (5-15 µm, up to 20 µm in *M. elegans* and *M.* sp. nov., ined., *Lowry 3772*), non-septate and septate (the latter few and located in immediate vicinity of rays in *M. pinnatus* only), with few simple to minutely bordered pits with slit-like apertures primarily in radial walls.

Axial parenchyma apotracheal, rather abundant, diffuse and diffuse-in-aggregates, forming short and longer, occasionally anastomosing tangential lines (Fig. 1A-B, 2A); strands composed of (3-)5-7(-9) cells.

Rays 3-5 per mm, uni- and multiseriate of 2-5 (up to 6 in *M. elegans* and *M. simplicifolius*) cells in width (Fig. 2B). Ray height commonly less than 1 mm. Both multiseriate and uniseriate rays mostly composed of procumbent cells, occasionally with 1-2 marginal rows of square cells (Kribs' Homogenous I, occasionally Heterogeneous III). Pits on tangential walls of ray cells (Fig. 7F-H) mostly rounded and oval, rather large (2-5(-8) µm in diameter). Radial canals present, bordered by thin-walled epithelial cells. Crystals not observed.

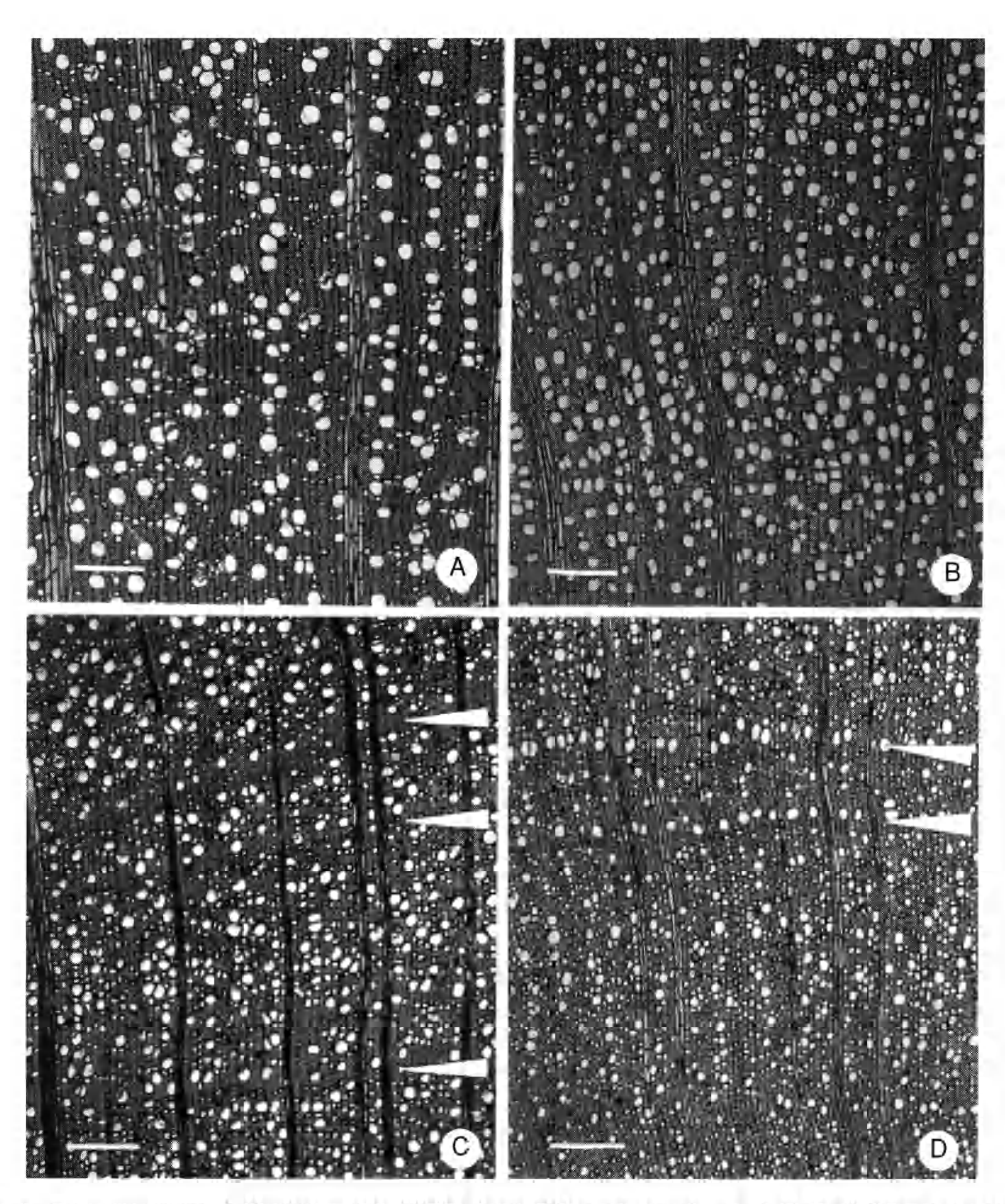


Fig. 1.—Transverse sections: A, ***Myodocarpus fraxinifolius***, *Lowry 3679*, growth rings absent.—B, ***M. simplicifolius***, *Lowry 3216*, growth rings marked by zones of more numerous vessels and more abundant axial parenchyma tending to form longer tangential rows.—C, ***Delarbrea harmsii***, *Lowry 3685*, growth rings marked by zones of scarce axial parenchyma and lower vessel frequency (arrows).—D, ***Pseudosciadium balansae***, *Lowry 3799*, growth rings marked by zones of scarce axial parenchyma and by incomplete rows of wider vessels (arrows). Scale bars = 100 µm.

Delarbrea* and *Pseudosciadium (Fig. 1C-D, 3A-D, 4E-G, 5C,E-G, 6E-G, 7A-E; Table 1).

The wood structure of these genera is very similar, and a combined description is therefore given.

MATERIAL STUDIED.—**Delarbrea harmsii** R. Vig.: New Caledonia, Plateau de Dogny, *Lowry 3685*; Valley south of Poindimié, *Lowry 3909*.—**D. michieana** (F. v. Muell.) F. v. Muell.: Australia, Queensland, road from Tully to Mission Beach, *Lowry 3626*.—**D. montana** Vieill. ex R.Vig. subsp. **arborea** (Vieill. ex R.Vig.) Lowry: New Caledonia, Mt. Panié, *Lowry 3317*.—**D. paradoxa** Vieill. subsp. **paradoxa**: New Caledonia, Ile des Pins, *Lowry 3750*; cult. in St. Petersburg Botanical Garden.—**Pseudosciadium balansae** Baillon: New Caledonia, Mt. Mou, *Lowry 3799*.

Growth rings absent (*D. harmsii* (*Lowry 3909*), *D. paradoxa*) or indistinct, marked by zones of scarce axial parenchyma and lower vessel frequency (*D. harmsii* (*Lowry 3685*), Fig. 1C), and also by incomplete rows of wider vessels (in the other taxa, Fig. 1D).

Vessels rounded, rarely angular in outline, small (tangential diameter < 70 µm) and numerous (up to 242 per mm² in *D. montana*); solitary with variable portions of radial and tangential multiples of 2-3 (up to 12 in *D. montana*); vessel multiples predominantely tangential in *D. michieana* and *D. montana*. Vessel walls 2-6 µm thick. Tyloses not observed. Vessel elements (310-)540-890(-1300) µm in length. Perforation plates exclusively simple, in more or less oblique end walls (Fig. 4E-G). Intervessel pits alternate, occasionaly opposite, 3-6 µm in vertical diameter, rounded, with slit-like apertures surrounded and/or interconnected by shallow, groove-like wall sculptures (Fig. 5C,E-G).

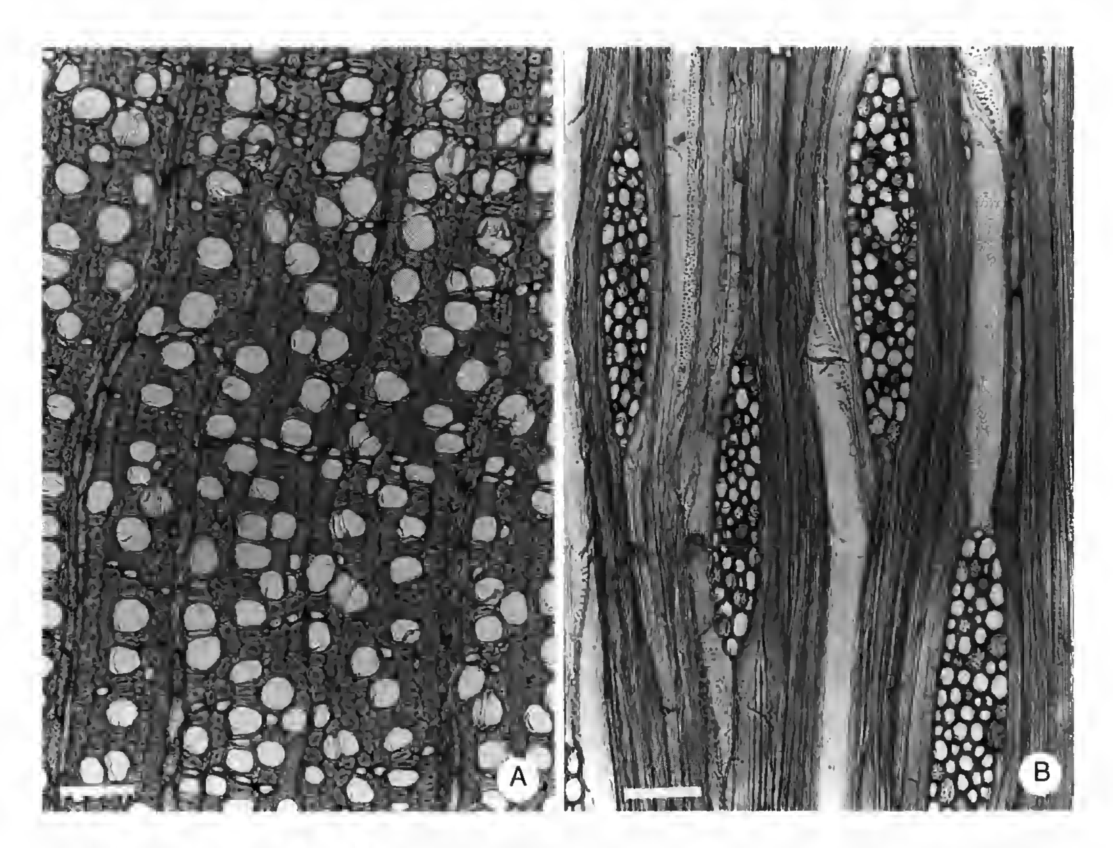


Fig. 2.—**A**, ***Myodocarpus elegans*** var. ***gracilis***, *Lowry 3377A*, transverse section: axial parenchyma diffuse-in-aggregates and diffuse, very thick-walled fibers.—**B**, ***M. fraxinifolius***, *Lowry 3679*, tangential section: multiseriate rays up to 5 rows wide, radial canal. Scale bars = 100 µm.

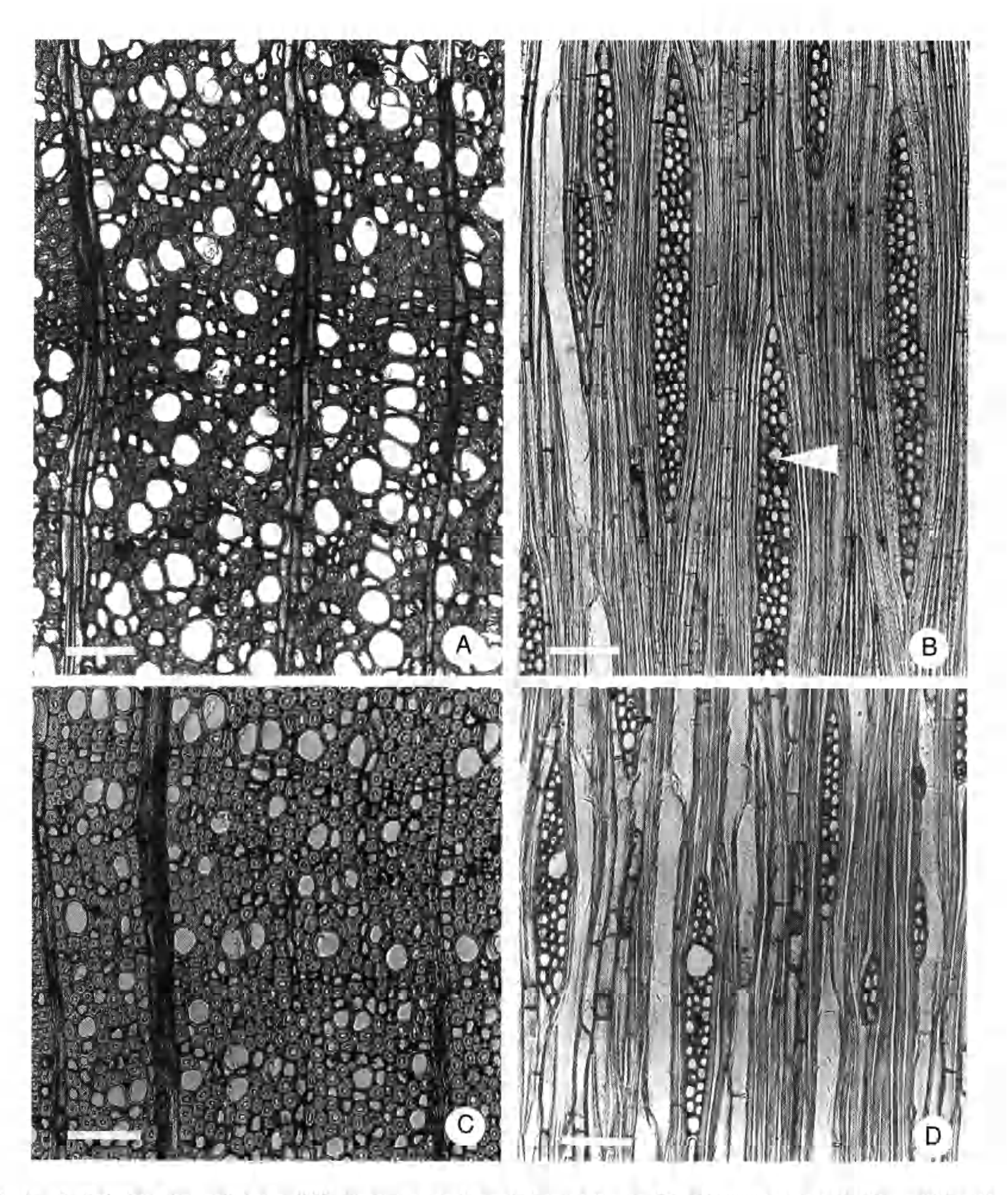


Fig. 3.—**A**, ***Delarbrea harmsii***, *Lowry 3685*, transverse section: axial parenchyma, diffuse-in-aggregates and diffuse, thick-walled fibers.—**B**, ***D. paradoxa*** subsp. ***paradoxa***, *Lowry 3750*, tangential section: multiseriate rays up to 5 rows wide, radial canal (arrow).—C-D, ***Pseudosciadium balansae***, *Lowry 3799*; **C**, transverse section: parenchyma diffuse-in-aggregates and diffuse, thick-walled fibers; **D**, tangential section: multiseriate rays up to 3 rows wide, radial canals. Scale bars = 100 µm.

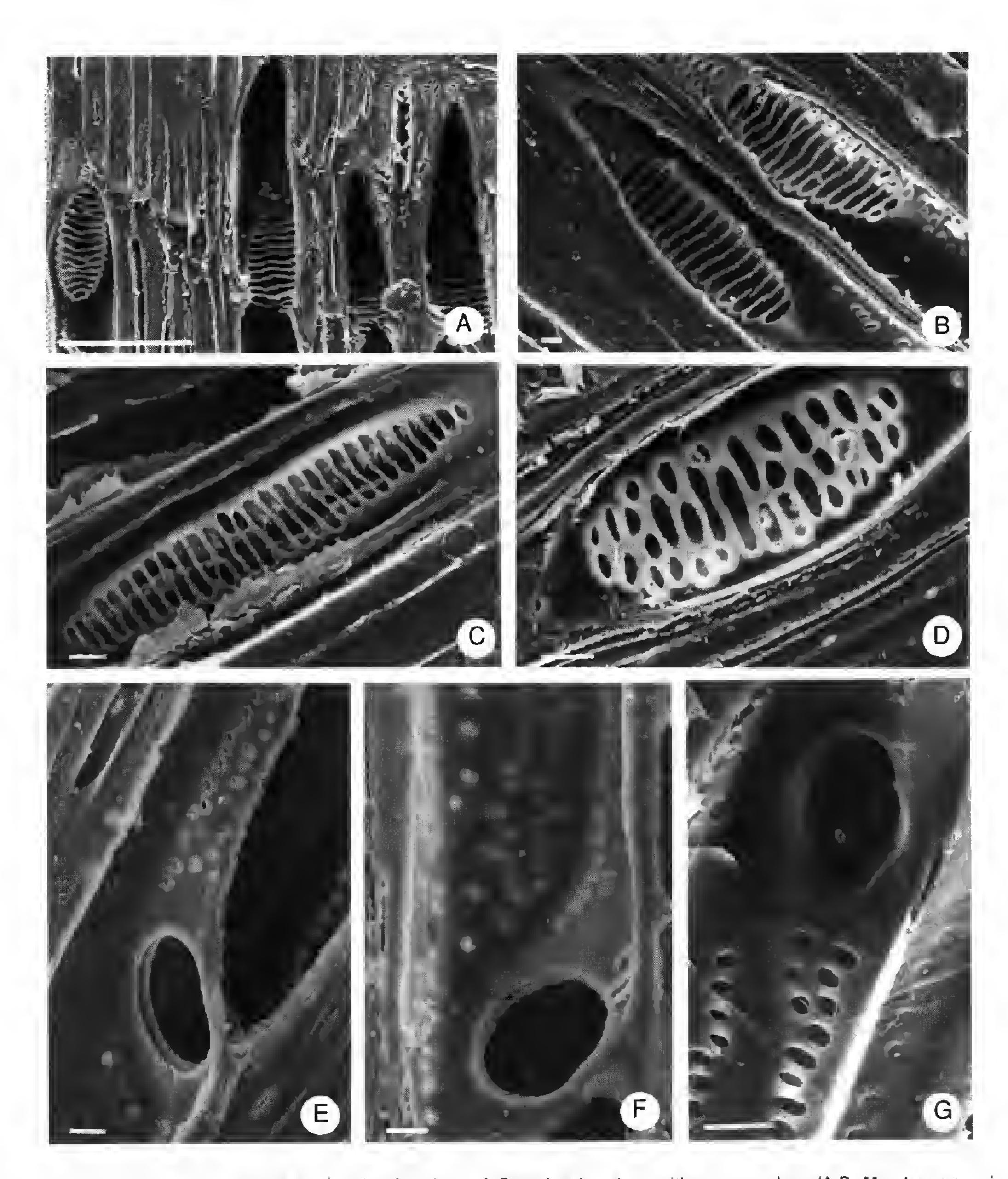


Fig. 4.—Scanning electron micrographs of perforation plates: **A-C**, perforation plates with numerous bars (A-B, ***Myodocarpus simplicifolius***, *Lowry 3216*; C, ***Myodocarpus* sp. nov.**, ined., *Lowry 3772*).—**D**, reticulate perforation plate (***Myodocarpus* sp. nov.**, ined., *Lowry 3772*).—**E-G**, simple perforation plates (E, ***Delarbrea harmsii***, *Lowry 3685*; F, ***D. paradoxa*** subsp. ***paradoxa***, *Lowry 3750*; G, ***Pseudosciadium balansae***, *Lowry 3799*). Scale bar of A = 100 µm; of B-G = 10 µm.

Vessel-ray pits similar to intervessel pits in size and shape (Fig. 6E-G). Helical thickenings found only in one sample of *D. harmsii* (*Lowry 3909*, Fig. 5F, 6F), but absent in others (including the second sample of *D. harmsii* studied, *Lowry 3685*, Fig. 5G, 6E).

Vasicentric tracheids rather numerous in *D. paradoxa* subsp. *paradoxa* but absent in the other species.

Fibres libriform, thick-walled (4-10 µm, up to 16 µm in *D. harmsii*), non-septate (occasionally septate in *D. paradoxa*), with small to rather large (> 3 µm) bordered pits in both radial and tangential walls.

Axial parenchyma apotracheal diffuse and diffuse-in-aggregates, rather abundant, often forming anastomosing, discontinuous tangential lines (Fig. 1C-D, 3A,C), strands composed of (2-)3-5(-7) cells.

Rays 2-5 per mm, mostly multiseriate of 2-3

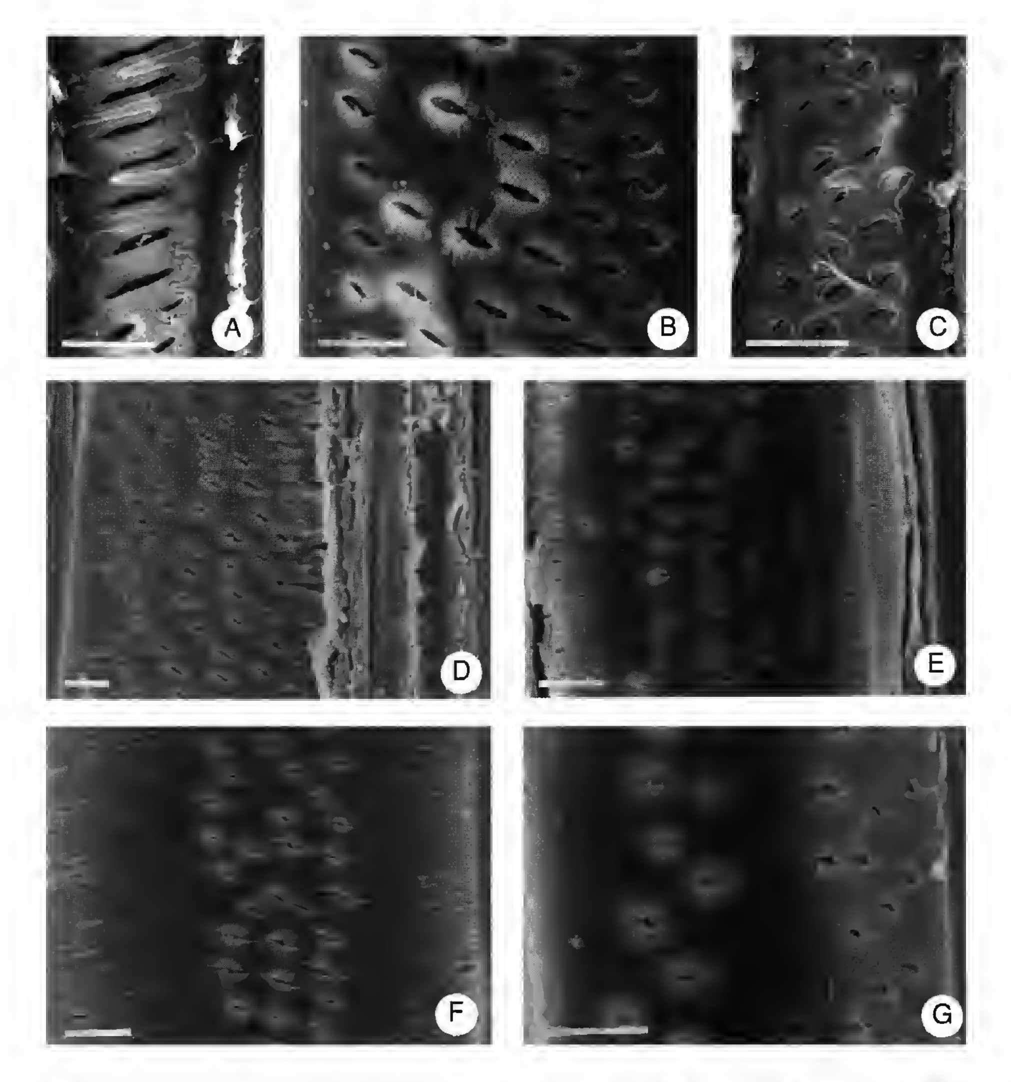


Fig. 5.—Scanning electron micrographs of intervessel pitting: **A**, scalariform pitting (***Myodocarpus* sp. nov.**, ined., *Lowry 3772*).—**B-G**, alternate pitting composed of pits with slit-like apertures surrounded and/or interconnected by shallow, groove-like wall sculptures (B, ***M. pinnatus***, *Lowry 3318*; C, ***Pseudosciadium balansae***, *Lowry 3799*; D, ***M. simplicifolius***, USw W-4736; E, ***Delarbrea paradoxa*** subsp. ***paradoxa***, *Lowry 3750*; F, ***D. harmsii***, *Lowry 3909*, note helical thickenings on the vessel wall; G, ***D. harmsii***, *Lowry 3685*, note absence of helical thickenings). Scale bars = 10 µm.

(up to 5 in *D. montana*, and to 6 in *D. paradoxa*) cells in width (Fig. 3B,D); uniseriate rays scanty in *Delarbrea* (except *D. michieana*), more numerous in *Pseudosciadium*; in *D. michieana* rays considerably more numerous (9-10 per mm) than in others. Both multiseriate and uniseriate rays composed of procumbent cells, occasionaly with 1-2 marginal rows of square cells (Kribs' Homogenous I, occasionally Heterogeneous III). Pits on the tangential walls of ray cells (Fig. 7A-E)

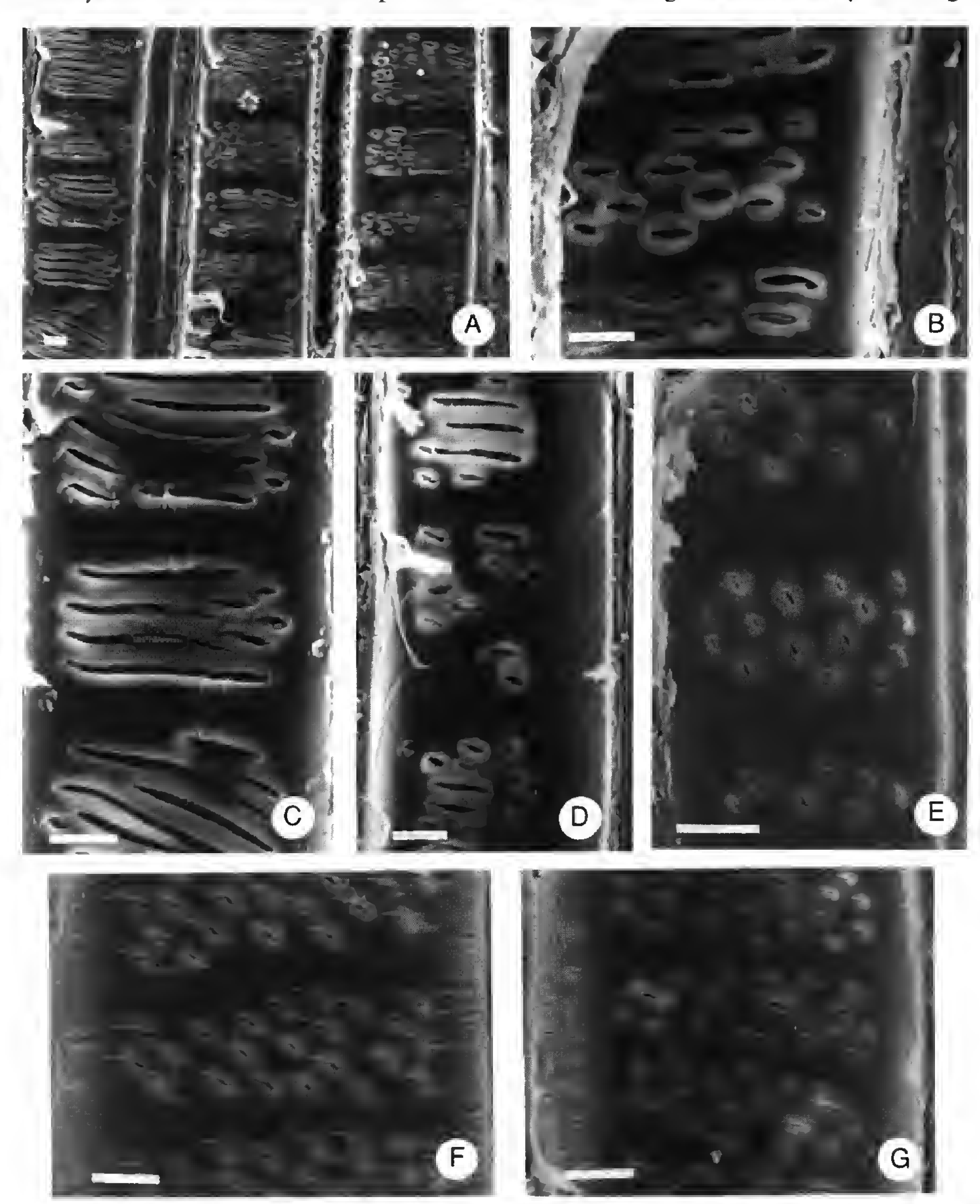


Fig. 6.—Scanning electron micrographs of vessel-ray pitting: **A**, **C-D**, vessel-ray pitting composed of both scalariform and rounded or oval pits (A, C, ***Myodocarpus simplicifolius***, *Lowry 3216*; D, ***Myodocarpus* sp. nov.**, ined, *Lowry 3772*).—**B**, **E-G**, vessel-ray pitting composed of rounded and oval pits only (B, ***M. pinnatus***, *Lowry 3318*; E, ***Delarbrea harmsii***, *Lowry 3685*, note absence of helical thickenings; F, ***D. harmsii***, *Lowry 3909*, note helical thickenings on the vessel wall; G, ***D. paradoxa*** subsp. ***paradoxa***, *Lowry 3750*). Scale bars = 10 µm.

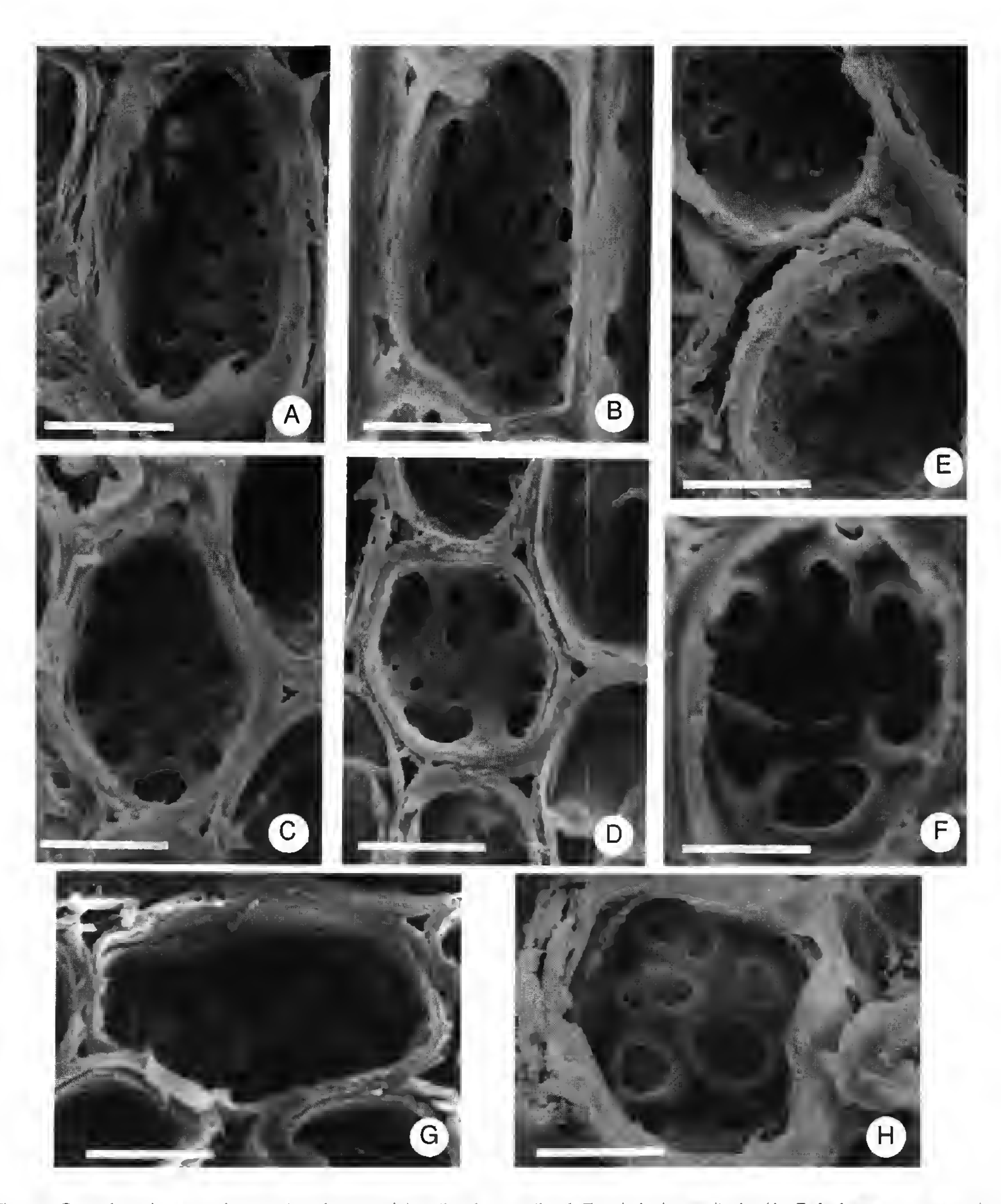


Fig. 7.—Scanning electron micrographs of tangential walls of ray cells: **A-E**, relatively small pits (A, ***Delarbrea montana*** subsp. ***arborea***, *Lowry 3317*; B-C, ***D. harmsii***, *Lowry 3909*; D, ***D. harmsii***, *Lowry 3685*; E, ***Pseudosciadium balansae***, *Lowry 3799*).—**F-H**, larger pits (F, ***Myodocarpus simplicifolius***, *Lowry 3216*; G, ***M. pinnatus***, *Lowry 3318*; H, ***M. simplicifolius***, USw W-4736). Scale bars = 10 µm.

rounded, oval, elongate, 1-3 µm in diameter (up to 5 µm in *D. harmsii* and *D. paradoxa*). Radial canals present, bordered by thin-walled epithelial cells. Crystals not observed.

DISCUSSION

These results strongly support the idea (LOWRY 1986a, 1986b) that *Myodocarpus, Delarbrea* (including *D. michieana* originally described as a separate genus *Porospermum*), and *Pseudosciadium* form a closely related monophyletic group. This alliance differs sharply from other Araliaceae by the presence of apotracheal (diffuse and diffuse-in-agregates) axial parenchyma. Moreover, members of the genera studied have several other wood characters that are unusual for Araliaceae, including small intervessel pits (3-6 µm), exclusively thick- to very thick-walled libriform fibres, and large bordered fibre pits (the last feature occurs in *Delarbrea* and *Pseudosciadium* only). These data do not support BAUMANN's (1946) view that *Myodocarpus* is a link between Araliaceae and Apiaceae, since apotracheal axial parenchyma of this type has not been found in either family except in the three taxa studied here (METCALFE & CHALK 1950; RODRIGUEZ 1957, 1971; OSKOLSKI & LOWRY in prep.). As for other plant groups usually regarded as possible relatives of Araliales, the wood features of *Myodocarpus, Delarbrea,* and *Pseudosciadium* are in some respects similar to those found in certain Cornalean families (Cornaceae *sensu lato*, Alangiaceae) based on the presence of the axial parenchyma type, and also the occurrence of large bordered fibre pits. However, the genera studied here differ markedly from the latter by their predominantely homogeneous rays and by the presence of radial canals (ADAMS 1949;

TABLE 1.—Wood anatomical features of taxa studied.

Taxon (voucher collection number)	Character									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Myodocarpus fraxinifolius (Lowry 3679)	35	1239	57	41/7	101	10/0-18	1580	5	0.4	2.5
M. fraxinifolius (USw 20844)	50	1050	52	51/5	75	8/5-14	1376	5	1.0	3.2
M. elegans var. *gracilis* (Lowry 3377)	16	1160	33	34/7	282	8/6-20	1093	6	2.8	2.5
M. sp. nov., ined. (Lowry 3771)	15	832	41	62/5	138	14/7-18	1159	4	2.3	2.3
M. pinnatus (Lowry 3318)	25	995	61	40/5	93	9/5-15	1398	5	2.2	3.1
M. simplicifolius (Lowry 3216)	22	1042	46	52/5	157	10/8-20	1555	6	2.6	2.2
M. simplicifolius (USw W-4736)	50	1132	54	49/5	108	15/8-29	1343	6	1.9	2.9
Delarbrea harmsii (Lowry 3685)	45	870	47	54/4	114	0	1320	3	0.4	3.2
D. harmsii (Lowry 3909)	50	890	55	50/4	100	0	1423	3	0.2	3.8
D. michieana (Lowry 3626)	15	638	34	40/5	217	0	857	3	2.5	7.0
D. montana subsp. *arborea* (Lowry 3317)	10	789	32	28/12	242	0	1079	5	0.3	3.4
D. paradoxa subsp. *paradoxa* (Lowry 3750)	30	573	49	58/5	89	0	1093	6	0.4	3.8
D. paradoxa subsp. *paradoxa* (cult. in SPb Bot. Gard.)	10	540	46	56/4	157	0	814	5	1.6	4.4
Pseudosciadium balansae (Lowry 3799)	25	640	32	61/4	119	0	1080	3	1.0	2.5

1: Radius of wood sample (mm).—**2**: Average length of vessel elements (µm).—**3**: Average tangential diameter of vessels (µm).—**4**: Percentage of solitary vessels / the greatest number of vessels in a vessel group.—5: Vessel and vasicentric tracheid frequency (per sq. mm).—**6**: Usual / min.-max. number of bars per perforation plate.—**7**: Average length of libriform fibres (µm).—**8**: Width of multiseriate rays (maximum, cells).—**9**: Number of uniseriate rays per mm.—**10**: Number of multiseriate rays per mm.

METCALFE & CHALK 1950; LI & CHAO 1954). The results provided here are consistent with the data presented in a recent study (OSKOLSKI 1994) based on more limited material.

The wood anatomy of *Pseudosciadium* does not deviate substantially from that of *Delarbrea*. Hence, data on wood structure are consistent with LOWRY's (1986a, 1986b) view that *Pseudosciadium* is closely related to both *Delarbrea* and *Myodocarpus*, rather than being allied to *Mackinlaya* (including *Anomopanax*; PHILIPSON 1951, 1979) and *Apiopetalum* as suggested by several earlier authors (HARMS 1894-1897; VIGUIER 1906, 1925; HUTCHINSON 1967). However, because no data on the wood anatomy of *Mackinlaya* or *Apiopetalum* are currently available, it is not possible to make any comparison on the basis of wood features. Although the wood of "*Anomopanax cumingianus*" (K. Presl) Merrill was studied by RODRIGUEZ (1957), this species in facts belongs in the genus *Polyscias* (*P. cumingiana* (K. Presl) Fern.-Vill.).

The wood of *Myodocarpus* differs from that of *Delarbrea* and *Pseudosciadium* by its somewhat longer vessel elements (Table 1), almost exclusively scalariform perforations, thicker-walled fibres, absence of large bordered fibre pits, and larger pits between ray cells. Although the large bordered fibre pits that occur in *Delarbrea* and *Pseudosciadium* are generally regarded as primitive, when the full set of features examined is taken into consideration, the wood structure of *Myodocarpus* is distinctly more primitive (sensu BAILEY) than that of the other two genera. In addition to differences in the vessel element morphology, the more primitive nature of *Myodocarpus* wood is indicated by the type of intervessel and vessel-ray pitting: scalariform, transitional, and alternate pitting is found in *Myodocarpus*, while in *Delarbrea* and *Pseudosciadium* only alternate to occasionally opposite pitting has been observed.

The size and shape of the pits on the tangential walls of adjacent ray cells are also of important diagnostic value within the taxa studied. *Myodocarpus* (Fig. 7F-H) differs from both *Delarbrea* (Fig. 7A-D) and *Pseudosciadium* (Fig. 7E) by the large size of these pits. The fine structure of ray and axial parenchyma cell walls has been very useful as a diagnostic character at the generic and infrageneric level for gymnosperms (CHAVCHAVADZE 1979), but has been used for this purpose only rarely in angiosperms (e.g., FUJII et al. 1994). It would be interesting to assess the diagnostic value of these characters within a range of flowering plants, and such a study would be facilitated by the fact that these features are easily observed by SEM.

While the wood anatomy of the *Myodocarpus* species examined is rather uniform, two groups can tentatively be distinguished based on the shape of their intervessel and vessel-ray pits. Group 1, which includes *M. pinnatus* and *M. fraxinifolius*, has only oval and rounded vessel-ray and intervessel pits. Group 2, comprising *M. simplicifolius*, *M. elegans*, and *M.* sp. nov., ined. (*Lowry 3772*), has scalariform as well as oval and rounded vessel-ray pits, and its intervessel pits are occasionally also scalariform. The delimitation of these two groups is consistent with a fundamental difference in leaf morphology: the two members of Group 1 have pinnately compound leaves, while the Group 2 species (and indeed all other species of *Myodocarpus*) have exclusively simple leaves.

The qualitative wood structural features of the species of *Delarbrea* and *Pseudosciadium* examined are also uniform, including the shape of the intervessel and vessel-ray pits. Based on the limited sample studied here, two species groups can, however, be tentatively distinguished within this alliance: *D. harmsii*, *D. michieana*, and *P. balansae*, with rays up to 3 cells wide; and *D. montana* subsp. *arborea* and *D. paradoxa* subsp. *paradoxa*, with rays up to 5-6 cells wide. The inter-ray pits of *D. paradoxa* and *D. harmsii* are slightly larger than in *D. montana* subsp. *arborea* and *Pseudosciadium balansae*, but this is considered a less reliable basis for discriminating species groups. It would be useful to examine these features in a larger set of samples of these taxa.

The presence of vasicentric tracheids was recently considered by the first author (OSKOLSKI 1994, 1996) as a generic character of *Delarbrea*, based on the study of a single sample of *Delarbrea paradoxa* subsp. *paradoxa*. While a second sample of this taxon also possesses vasi-

centric tracheids, all other species of *Delarbrea* examined to date lack this feature. Moreover, although OSKOLSKI (1994, 1996) made no distinction between vascular and vasicentric tracheids in *D. paradoxa* subsp. *paradoxa*, they should be referred to the second type because of the absence of the growth rings in this taxon, whereas vascular tracheids are always associated with latewood vessel clusters in species that exhibit growth rings (I.A.W.A. Committee, 1989).

CARLQUIST (1985, 1988) considers vasicentric tracheids as an adaptation to ensure adequate water conduction in conditions of extreme water stress. This idea suggests a hypothesis to explain the adaptive importance of the vasicentric tracheids in *D. paradoxa* subsp. *paradoxa*, which is most common and wide-ranging member of the genus, and indeed of any Araliaceae in the Malesian region (LOWRY 1986a, 1986b, 1989), with at least some populations occurring in areas that periodically undergo dry conditions. It would be interesting to analyze a larger sample of *D. paradoxa* subsp. *paradoxa*, and also to determine whether vasicentric tracheids occur in *D. paradoxa* subsp. *depauperata*, whose distribution is restricted to northeastern New Caledonia, the driest part of the island.

Acknowledgments

This research was supported by a stipend to the first author from the German Academic Exchange Service (DAAD). The authors wish to thank P. BAAS & G.M. PLUNKETT for valuable comments and suggestions on an earlier draft of the manuscript. We are grateful to the following persons for assistance: R.H. EYDE†, E.S. CHAVCHAVADZE, E. JOHN, Ch. WAITKUS, L.A. KARTSEVA, N.V. TCHENTSOVA, G.D. MCPHERSON, P.H. RAVEN, J.-M. VEILLON, Ph. MORAT, B. SUPRIN, L.B. THIEN, T. JAFFRÉ, M. & M. TOURETTE, J.-F. CHERRIER† and H.S. MACKEE†. Assistance was generously provided to the first author by the following: Ordinariat für Holzbiologie, Universität Hamburg; Bundesforschungsanstalt für Holz- und Forstwirtschaft, Hamburg; and Botanical Museum, the V.L. Komarov Botanical Institute, St. Petersburg. The second author gratefully acknowledges courtesies extended by the staffs of ORSTOM-Nouméa, the former Service des Forêts et du Patrimoine Naturel of New Caledonia, and the Muséum national d'Histoire naturelle in Paris. The second author's field and herbarium work was supported in part by NSF Doctoral Dissertation Improvement Grant BSR83-14691, an ASPT Herbarium Travel Award, the Missouri Botanical Garden, and the Division of Biology and Biomedical Sciences of Washington University, St. Louis.

REFERENCES

ADAMS J.E. 1949.—Studies in the comparative anatomy of the Cornaceae. *J. Elisha Mitchel Sci. Soc.* 65: 218-244.

BAUMANN M.G. 1946.—*Myodocarpus* und die Phylogenie der Umbelliferen-Früchte. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 56: 13-112.

BAILLON H. 1878.—Recherches nouvelles sur les Araliées et sur la famille Ombellifères en général. *Adansonia* 12: 125-178.

BAILLON H. 1879.—Ombellifères. *Hist. Pl.* 7: 66-256.

BENTHAM G. 1867.—Araliaceae: 931-947, in G. BENTHAM & J.D. HOOKER, *Genera plantarum*. 1. A. Black, W. Pamplin, Lovell Reeve & Co., Williams & Norgate, London.

CARLQUIST S. 1985.—Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso* 11: 37-68.

CARLQUIST S. 1988.—*Comparative wood anatomy.* Springer Verlag, Berlin.

CHAVCHAVADZE E.S. 1979.—*Anatomy of the Coniferous woods*. Nauka, Leningrad (In Russian).

EXLEY R.R., MEYLAN B.A. & BUTTERFIELD B.G. 1977.—A technique for obtaining clear cut surfaces on wood samples prepared for the scanning electron microscope. *J. Microscopy* 110: 75-78.

EYDE R.H. & TSENG C.C. 1971.—What is the primitive floral structure of Araliaceae? *J. Arnold Arbor.* 52: 205-239.

FUJII T., BAAS P., GASSON P. & RIDDER-NUMAN J.W.A. 1994.—Wood anatomy of the *Sophora* Group (Leguminosae): 205-249, in I.K. FERGUSON & S.C. TUCKER (eds.), *Advances in Legume Systematics*, vol. 6. Royal Botanic Gardens, Kew.

HARMS H. 1894-1897.—Araliaceae: 205-249, in A. ENGLER & K. PRANTL (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamielien* III, 8, W. Engelmann, Leipzig.

HUTCHINSON J. 1967.—Araliaceae. *The Genera of Flowering Plants* 2: 52-81. Oxford Univ. Press, London.

I.A.W.A. Committee 1989.—I.A.W.A. list of microscopic features for hardwood identification. *I.A.W.A. Bull.*, N. S., 10: 219-332.

KRIBS D.A. 1937.—Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. *Bull. Torrey Bot. Club* 64: 177-186.

LI H.L. & CHAO C.Y. 1954.—Comparative anatomy of the woods of the Cornaceae and allies. *Quart. J.*

Taiwan Mus. 7: 119-136.

LOWRY P.P. II. 1986a.—*A systematic study of three genera of Araliaceae endemic to or centered on New Caledonia: Delarbrea, Myodocarpus, and Pseudosciadium.* Ph.D. Thesis, Washington Univ., St. Louis.

LOWRY P.P. II. 1986b.—A systematic study of *Delarbrea* Vieill. (Araliaceae). *Allertonia* 4: 169-201.

LOWRY P.P. II. 1987.—A synopsis of native Hawaiian Araliaceae. *Pacific Sci.* 40: 79-87.

LOWRY P.P. II. 1988.—Notes on the Fijian endemic *Meryta tenuifolia* (Araliaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 389-391.

LOWRY P.P. II. 1989.—A revision of Araliaceae from Vanuatu. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 11: 117-155.

LOWRY P.P. II. 1990.—Araliaceae: 224-237, in W.L. WAGNER, D.L. HERBST & S.H. SOHMER (eds.), *Manual of the flowering plants of Hawaii*, vol. 1. Univ. Hawaii Press, Bishop Museum Press, Honolulu.

LOWRY P.P. II. (in press).—Diversity, endemism, and extinction in the flora of New Caledonia: a review. *Proc. Intl. Symposium on Rare, Threatened, and Endangered Floras of Asia and the Pacific* Academia Sinica, Taipei, Taiwan.

LOWRY P.P. II., MILLER J.S. & FRODIN D.G. 1989.—New combinations and name changes for some cultivated tropical Old World and Pacific Araliaceae. *Baileya* 23: 5-13.

METCALFE C.R. & CHALK L. 1950.—*Anatomy of the dicotyledons*, vol. 2. Clarendon Press, Oxford.

MEYLAND B.A. & BUTTERFIELD B.C. 1978.—*The structure of New Zealand woods.* N. Z. DSIR, Wellington.

OSKOLSKI A.A. 1994.—*Wood anatomy of Araliaceae.* Komarov Bot. Institute., St. Petersburg (In Russian).

OSKOLSKI A.A. 1995.—Wood anatomy of *Schefflera* and related taxa (Araliaceae). *I.A.W.A. J.* 16: 191-215.

OSKOLSKI A.A. 1996.—A survey of the wood anatomy of the Araliaceae: 99-119, in L.A. DONALDSON, A.P. SINGH, B.G. BUTTERFIELD & L.J. WHITEHOUSE (eds.), *Recent Advances in Wood Anatomy.* N. Z. Forest Res. Inst.

PHILIPSON W.R. 1951.—Contributions to our knowledge of Old World Araliaceae. *Bull. British Mus. Nat. Hist., Bot.* 1: 3-20.

PHILIPSON W.R. 1979.—Araliaceae, part 1. *Flora Malesiana*, Ser. I, 9: 1-105.

PLUNKETT G.M. 1994.—*A molecular-phylogenetic approach to the "family-pair dilemma" in Apiales and Cyperales.* Ph.D. Thesis, Washington State Univ., Pullman.

PLUNKETT G.M., SOLTIS D.E. & SOLTIS P.S. 1996.—Higher level relationships of Apiales (Apiaceae and Araliaceae) based on phylogenetic analysis of *rbc*L sequences. *Amer. J. Bot.* 83: 499-515.

RAVEN P.H. 1980.—Plate tectonics and southern hemisphere biogeography: 3-24, in K. LARSEN & L.B. HOLM-NIELSEN (eds.), *Tropical botany.* Academic Press, London, New York & San Francisco.

RAVEN P.H. & AXELROD D.I. 1972.—Plate tectonics and Australasian paleobiogeography. *Science* 176: 1379-1386.

RAVEN P.H. & AXELROD D.I. 1974.—Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.

RECORD S.J. & HESS R.W. 1944.—*Timbers of the New World.* Yale School of Forestry, New Haven.

RODRIGUEZ R.L. 1957.—Systematic anatomical studies on *Myrrhidendron* and other woody Umbellales. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 29: 145-318.

RODRIGUEZ R.L. 1971.—The relationships of the Umbellales: 63-91, in V.H. HEYWOOD (ed.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, 64. Academic Press, London & New York.

SARLIN P. 1954.—*Bois et forêts de la Nouvelle-Calédonie.* Centre Tech. For. Trop., Nogent-sur-Marne.

TAKHTAJAN A.L. 1987.—*Systema Magnoliophytorum.* Nauka, Leningrad (In Russian).

THORNE R.F. 1973.—Inclusion of the Apiaceae (Umbelliferae) in the Araliaceae. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 32: 161-165.

TSENG C. & HOO C. 1982.—A new classification scheme for the family Araliaceae. *Acta Phytotax. Sinica* 20: 125-129.

VIEILLARD E. 1865.—Plantes de la Nouvelle-Calédonie recueillies par M. Eugène Vieillard, Chirurgien de la Marine. *Bull. Soc. Linn. Normandie* 9: 332-348.

VIGUIER R. 1906.—Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 9, 4: 1-210.

VIGUIER R. (1910-1913) 1925.—Contribution à l'étude de la flore de Nouvelle-Calédonie: Araliacées. *J. Bot. (Morot)*, sér. 2, 3: 38-101.

Manuscript received 21 June 1996 ;
revised version accepted 29 November 1996.

Espèces nouvelles d'Araliaceae asiatiques

Chih-Bei SHANG
Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China.
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ

Description de cinq nouvelles espèces d'Araliaceae : trois pour le Viêtnam, *Heteropanax phanrangensis*, *H. balanseana*, *Brassaiopsis phanrangensis*, une commune au Viêtnam et au Cambodge, *Dendropanax langbianensis* et une de la Chine méridionale (Hainan), *Heteropanax hainanensis*.

MOTS CLÉS
Araliaceae,
Heteropanax,
Brassaiopsis,
SE Asie.

ABSTRACT

Five new species of Araliaceae are described including three from Vietnam: *Heteropanax phanrangensis*, *H. balanseana*, *Brassaiopsis phanrangensis*, one from Vietnam and Cambodia, *Dendropanax langbianensis*, and one from S China (Hainan), *Heteropanax hainanensis*.

KEY WORDS
Araliaceae,
Heteropanax,
Brassaiopsis,
SE Asia.

INTRODUCTION

Depuis une trentaine d'années les Araliaceae asiatiques ont fait l'objet de révisions partielles par divers botanistes systématiciens (voir références bibliographiques). A la suite de ces publications le nombre d'espèces de cette famille pour la flore du Cambodge, du Laos et du Viêtnam a atteint ou dépassé la centaine.

Au cours d'un séjour au Laboratoire de Phanérogamie comme Professeur invité, de juin à octobre 1995, j'ai révisé le matériel d'Asie disponible dans les collections de l'Herbier de Paris (P) et j'ai été conduit à proposer cinq espèces nouvelles dont une pour la Chine du Sud (Hai Nan), trois pour le Viêtnam et une commune au Cambodge et au Viêtnam. C'est la description de ces espèces nouvelles qui fait l'objet du présenr article.

On remarquera que les trois espèces nouvelles d'*Heteropanax* sont représentées par un seul échantillon. Cela n'a pas de signification particulière pour la rareté de ces espèces car les *Heteropanax* sont, en général, très dispersés dans les forêts. De nouvelles prospections intensives seraient nécessaires pour fonder un jugement plus adéquat sur ce sujet.

Le genre *Heteropanax* Seem. compre 8 espèces environ répandues principalement en Asie orientale et en Asie du Sud-Est : Inde, Sikkim, Bengale, Bhoutan, Birmanie, Sud-Ouest et Sud-Est de la Chine, Viêtnam, Indonésie.

Heteropanax phanrangensis C.B. Shang, **sp. nov.**

Speciei H. fragrans (Roxb.) Seem. *affinis a qua foliis bipinnatis tenuioribus, fructibus globosis brunneo-rubescentibus (in maturis), pedicellis fructuum brevioribus 2-5 mm tantum longis differt.*

TYPE. — *Poilane 9975*, Viêtnam (Sud), Ninh Thuân, Ka Rom, en forêt, vers 700 m d'altitude, mars 1924, fr. (holo-, P ; iso-, P). Seul matériel connu.

Arbre de 7-8 m, à tronc de 20 cm env. de diamètre. Feuilles bipennées, longues de 40-50 cm env. ; périole dépassant 15 cm, d'abord velu à poils gris, puis glabrescent ; folioles papyracées, ovées ou presque circulaires, de 3,5-8,5 × 2-5,5 cm, courtement acuminées au sommet, arrondies ou largement cunéiformes à la base, glabres sur les deux faces, entières ; nervures secondaires 5-8 paires, distinctes sur les deux faces ; pétiolules glabrescents, de 3-10 mm.

Inflorescences terminales, en panicules longues de plus de 40 cm ; axes principal et secondaires couverts de poils bruns étoilés ; axes secondaires portant plusieurs ombelles (en fruits), de 1,2-1,5 cm de large, à pédoncules de 4-10 mm ; pédicelles de 2,5 mm. Fleurs inconnues.

Fruits globuleux ou à deux globules adhérents, longs de 3-5 mm, larges de 4-7 mm, brun-rouge à maturité (d'après POILANE) ; styles 2, persistants, divergents, longs de 2 mm env. — Fig. 1.

Espèce voisine de *H. fragrans* (Roxb.) Seem. dont elle se distingue par les feuilles bipennées, les fruits globuleux, brun-rouge, à pédicelle de 2-5 mm ; tandis que chez *H. fragrans* les feuilles sont souvent tri- à pentapennées, les fruits ovoïdes-globuleux, noirs, à pédicelle de 10 mm env.

Heteropanax balanseana C.B. Shang, **sp. nov.**

H. chinensis Li *similis sed foliolis obovato-ellipticis, supra subtusque stellato-pilosis, umbellis fructuum majoribus, ca. 4-4,5 cm amplis, pedicellis longioribus 1,2-1,5 cm longis differt.*

TYPE. — *Balansa 3457*, Viêtnam (Nord), Hoa Binh, Tu Phap, à basse altitude (< 1000 m), jan. 1888, fr. (holo-, P ; iso-, P). Seul matériel connu.

Arbre de 5-6 m peu ramifié. Feuilles amples, 3- ou 4-pennées, longues de 60-80 cm ; périole commun de 20-30 cm, couvert à l'état jeune de poils étoilés brun-rouge, puis glabrescent ; folioles peu coriaces, obovées-elliptiques, de 3,5-6,5 × 1,5-3 cm, courtement acuminées ou obtuses au sommet, cunéiformes à la base, entières, brillantes en dessus, verdâtres en dessous, à petits poils étoilés gris-brun sur les deux faces, plus denses en dessous ; nervures secondaires 5-7 paires, disrinctes sur les deux faces ;

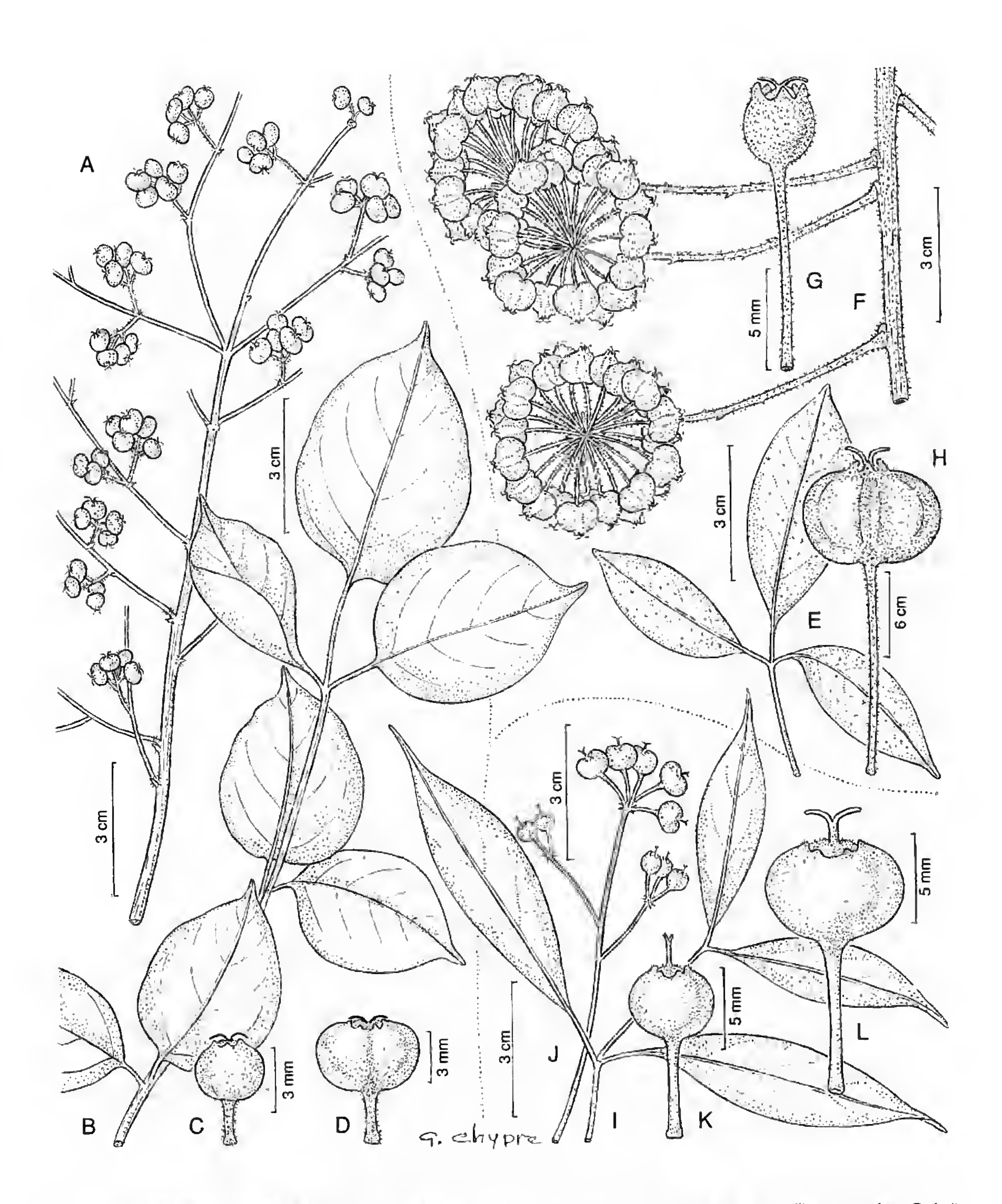


Fig. 1. — ***Heteropanax phanrangensis*** C.B. Shang : **A**, fragment d'infrutescence ; **B**, fragment de feuille composée ; **C**, fruit jeune ; **D**, fruit mûr. — ***H. balanseana*** C.B. Shang : **E**, fragment de feuille composée ; **F**, fragment d'infrutescence ; **G**, fruit jeune ; **H**, fruit mûr. — ***H. hainanensis*** C.B. Shang : **I**, fragment de feuille composée ; **J**, fragment d'infrutescence ; **K**, fruit jeune ; **L**, fruit mûr. (A-D, *Poilane 9975* ; E-H, *Balansa 3457* ; I-L, *C.I. Lei 284*).

pétiolules sessiles ou de 2-3 mm, les terminaux plus longs.

Inflorescences terminales en panicules longues de plus de 1 m ; axes secondaires longs de 70-90 cm ; toutes les parties couvertes de poils brun-rouge, puis glabrescentes ; ombelles fructifères larges de 4-4,5 cm. Fleurs inconnues.

Fruits comprimés, noirâtres, longs de 7 mm env., larges de 9-11 mm, épais de 2-3 mm ; pédoncule de 2-7 cm ; pédicelle de 12-15 mm, couvert de poils étoilés brun-rouge ; styles persistants, longs de 2-3 mm, divergents. — Fig. 1.

Espèce proche de *H. chinensis* Li, dont elle se distingue par les folioles obovées-elliptiques, à poils étoilés sur les deux faces, plus denses en dessous, les ombelles fructifères larges de 4-4,5 cm et les fruits à pédicelle de 12-15 mm ; tandis que chez *H. chinensis* les folioles sont elliptiques-lancéolées, glabres sur les deux faces, les ombelles fructifères d'env. 2 cm de diamètre, les fruits à pédicelle de 8-10 mm.

Heteropanax hainanensis C.B. Shang, **sp. nov.**

H. fragrans (Roxb.) Seem. *affinis, sed foliolis lanceolatis, angustioribus, 4,5-8 cm longis et 1,2-3 cm latis, apice acuminatis vel caudato-acuminatis, petiolulis distinctis, 3-10 mm longis ; stylis persistentibus, 3 mm longis, connatis vel apice tantum bifidis bene differt.*

TYPE. — *C.I. Lei 284*, Chine, Hai Nan, Pak Shik Ling et env., Distr. Ching Mai, Ku Tung, à basse altitude (< 800 m), déc. 1932 ?, fr. (holo-, P). Seul matériel connu.

Arbre de 7 m de haut et de 40 cm de diamètre. Feuilles amples, 3- ou 4-pennées, pétiole glabre ; folioles papyracées, lancéolées, de 4,5-8 × 1,2-3 cm, acuminées ou un peu caudées au sommet, étroitement cunéiformes à la base, glabres sur les deux faces, entières ; nervures secondaires 5-6 paires, peu distinctes sur les deux faces ; pétiolules minces, de 4-10 mm, les terminaux plus longs.

Inflorescences terminales, en panicules longues de plus de 35 cm ; axes principal et secondaires couverts de poils étoilés brun-rouge puis glabrescents ; ombelles fructifères larges de 2-3 cm, les terminales plus grandes ; pédoncules de 1,5-2,5 cm ; pédicelles de 0,5-1 cm ; bractées ovées-triangulaires, de 1-2 mm, persistantes. Fleurs inconnues.

Fruits globuleux ou un peu comprimés, de 4-6 × 5-8 mm, brun-rouge à maturité ; styles 2, persistants, longs de 2-3 mm, soudés ou libres et divergents seulement au sommet. — Fig. 1.

Cette espèce est proche de *H. fragrans* (Roxb.) Seem. var. *attenuatus* C.B. Clarke, mais elle s'en distingue par les folioles lancéolées, de 4,5-8 × 1,2-3 cm, acuminées ou acuminées-caudées au sommet, à pétiolules distincts, de 4-10 mm et les styles persistants soudés ou libres seulement au sommet ; tandis que chez *H. fragrans* var. *attenuatus* les folioles sont plus larges, non lancéolées, les styles persistants, libres, distincts.

Nom vernaculaire : *ho tung ma.*

Brassaiopsis phanrangensis C.B. Shang, **sp. nov.**

B. hainla (Ham.) Seem. *affinis sed foliis majoribus, profunde palmatifidis, lobis 5-7, obovatis, apice acutis, basi truncatis (nor. cordatis), margine sparsim incurvato-dentatis, fructibus ovoideo- globosis, majoribus ca. 9 mm longis, 7 mm diametro, umbellis fructiferis solitariis ad apicem axium secundorum dispositis differt.*

TYPE. — *Poilane 9973*, Viêtnam (Sud), Ninh Thuân, Ka Rom, en forêt, vers 600 m d'altitude, mars 1924, fr. (holo-, P ; iso-, P).

Arbrisseau ou petit arbre de 5 m, à rameaux hérissés d'aiguillons. Feuilles papyracées, palmatifides, larges de 30 cm, tronquées à la base, à 5-7 lobes obovés, aigus au sommet, bordés de dents appliquées, glabres en dessus, à poils étoilés espacés en dessous ; nervures palmées 5-7, saillantes, à poils étoilés plus denses en dessous ; pétiole cylindrique, long de 35 cm env.

Inflorescences en panicules, longues de 20-30 cm ; axe principal pourvu d'aiguillons espacés et d'un tomentum étoilé plus ou moins dense ; bractées lancéolées, longues de 7 mm ; bractéoles longues de 2-3 mm. Ombelles larges de 1,8-3 cm, portant 25-35 fleurs ; pédicelle long de 7-12 mm ; tube du calice à 5 denticules ; pétales 5, triangulaires-lancéolés, longs de 2 mm env., pubescents à l'extérieur ; étamines

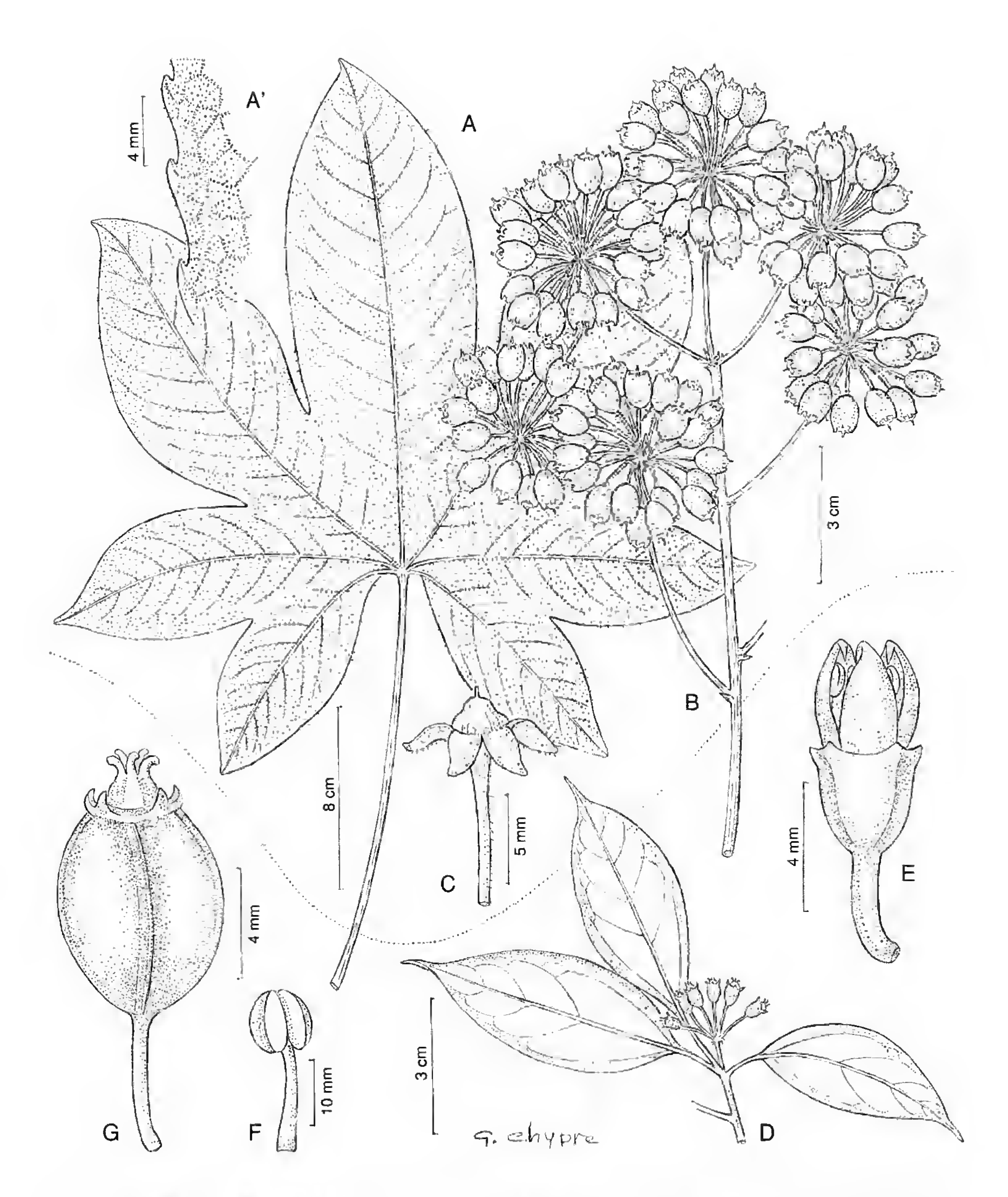


Fig. 2. — ***Brassaiopsis phanrangensis*** C.B. Shang : **A**, feuille palmatifide ; **A'**, détail de la nervation tertiaire et de la marge ; **B**, fragment d'infrutescence ; **C**, fleur après la chute des étamines. — ***Dendropanax langbianensis*** C.B. Shang : **D**, fragment de rameau avec jeunes fruits ; **E**, fleur ; **F**, étamine ; **G**, fruit mûr. (A, A', C, *Poilane 30122* ; B, *Poilane 9973* ; D, G, *J.E. Vidal 4922* ; E, F, *Poilane 38656*).

5 ; ovaire biloculaire ; styles 2, soudés.

Fruits ovoïdes-globuleux, de 9 × 7 mm env. ; styles persistants, longs de 1,5-2 mm ; ombelles fructifères souvent solitaires disposées au sommet des axes secondaires ; pédicelle de 1-1,5 cm. — Fig. 2.

Cette espèce est proche de *B. hainla* (Ham.) Seem. ; elle s'en distingue par les feuilles plus larges, ptofondément palmatilobées, tronquées à la base, à lobes obovés, aigus au sommet, les fruits plus grands, les ombelles fructifères souvent solitaires disposées au sommet des axes secondaires ; tandis que chez *B. hainla* les feuilles sont palmatifides, à lobes ovés ou triangulaires égalant moins de la moitié de la feuille, les fruits sont comprimés-globuleux, de 6-8 mm de diamètre.

PARATYPES. — LAOS : *Thorel 2609*, Champassak, Bassac, 1866-68, fl. (P). — VIÊTNAM : *Poilane 8756*, Ninh Thuân, Ca Na, nov. 1923, fl. (P) ; *Ha Tuê 401*, Dac Lac, Dak Mil, Nam Da (HN) ; *Poilane 30122*, Dong Nai, env. de Dau Giây, Sud de la route n° 20, déc. 1939, fl. (P).

Dendropanax langbianensis C.B. Shang, **sp. nov.**

D. chevalieri Viguier *proxima, sed planta minori (frutex) ; foliis tenuioribus, umbellis minoribus 1,5-2 cm amplis, saepe solitariis, pedunculis brevioribus, 5-8 mm longis, pedicellis 3-5 mm longis, stylis basi connatis apice tantum libris facile distincta.*

TYPE. — *Vidal 4922*, Viêtnam (Sud), Lâm Dông, env. de Dalat, km 22, en forêt, vers 1500 m d'altitude, jan. 1966, fr. (holo-, P).

Arbrisseau de 1-5 m, à rameaux glabres à l'état sec, striés longitudinalement de lenticelles jaunâtres espacées. Feuilles papyracées, elliptiques ou oblongues-lancéolées, de 6-16 × 2-6 cm, acuminées ou falciformes-acuminées au sommet, cunéiformes à largement cunéiformes à la base, entières, vertes, plus foncées en dessus, présentant de nombreux points orangés translucides en dessous ; nervures latérales 4-5 paires dont une paire basale plus développées, plus distinctes en dessous. Pétiole de 1-7 cm.

Inflorescences terminales avec souvent une seule ombelle, rarement 2-3, portant 10-25 fleurs larges de 1,5-2 cm ; pédoncules de 5-8 mm ; pédicelles de 3-5 mm, glabres. Tube du calice turbiné-obconique, long de 2 mm, à 5 dents de 0,5 mm env. ; pétales 5, triangulaires-ovés, aigus, de 2,5 × 2 mm env. ; étamines à filets glabres, de 3 mm env. ; ovaire 4-5-loculaire ; styles soudés à la base, libres seulement au sommet.

Fruits ovoïdes, longs de 9 mm env., à 4-5 loges, peu sillonnés, à 5 denticules persistants ; styles 4-5, libres au sommet, à demi ouverts, longs de 1 mm env. — Fig. 2.

Cette espèce est localisée au Cambodge et dans le Sud du Viêtnam, en forêt dense humide, entre 800 et 2000 m d'altitude.

Espèce voisine de *D. chevalieri* Viguier dont elle se distingue par la taille plus petite, les feuilles plus minces, les ombelles souvent solitaires, plus petites, les pédoncules et pédicelles plus courts et les styles libres seulement au sommet.

PARATYPES. — CAMBODGE : *Poilane 22991*, Kampot, Bokor, Montagne de l'Eléphant, 1000 m, déc. 1933, fr. (P) ; *22998*, ibid., déc. 1933, fr. (P). — VIÊTNAM : *Evrard 177*, Gia Lai, Krong Pha, oct. 1920, fl. (P) ; *Chevalier 38656*, Khanh Hoa, Nha Trang, Massif du Hon Bà, 1000-1500 m, sep. 1918, fl. (P) ; *38663*, ibid., sep. 1918 (P) ; *38666*, ibid., sep. 1918, fl. (P) ; *Poilane 18730*, Lâm Dông, 12 km au Nord de Dankia, Massif du Lang Bian, oct. 1930, fr. (P) ; *18734*, ibid., oct. 1930, fr. (P).

Remerciements

L'auteur remercie MM. le Directeur du Muséum national d'Histoire naturelle et le Professeur Ph. MORAT, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie, pour l'attribution d'un poste de Professeur invité au laboratoire pendant 4 mois, ainsi que M. et Mme VIDAL pour leur aide apportée à la mise au point du manuscrit.

RÉFÉRENCES

BUI NGOC SANH 1964. — Matériaux pour la Flore du Cambodge, du Laos et du Viêtnam. Genre *Aralia* L. *Adansonia*, sér. 2, 4 : 462-465.

BUI NGOC SANH 1966. — Notes sur le genre

Brassaiopsis Decne. & Planchon en Indochine orientale. *Adansonia*, sér. 2, 6 : 437-447.
BUI NGOC SANH 1969. — Araliacées nouvelles de l'Indochine. *Adansonia*, sér. 2, 9 : 389-394.
BUI NGOC SANH 1975. — Notes sur le genre *Schefflera* J.R. & G. Forst.(Araliaceae) en Indochine orientale I, II. *Adansonia*, sér. 2, 14 : 573-580 ; ibid. 15 : 277-284.
GRUSHVITZKY I.V. & SKVORTSOVA N.T. 1972. — Notae systematicae de genere *Schefflera* Forst. & Forst. f. Florae Vietnami Borealis. *Nov. Syst. Pl. Vasc.* 9 : 223-232.
GRUSHVITZKY I.V., SKVORTSOVA N.T., HA THI DUNG & ARNAUTOV N. 1973. — Notae criticae de genere *Schefflera* Forst. & Forst. f. speciebus non nullis e Vietnami boreali et China austro-occidentali. *Nov. Syst. Pl. Vasc.* 10 : 211-217.
GRUSHVITZKY I.V., SKVORTSOVA N.T., HA THI DUNG & ARNAUTOV N. 1985. — Conspectus familiae Araliaceae Florae Vietnami. *Nov. Syst. Pl. Vasc.* 22 : 153-191.
HA THI DUNG 1974. — Florae Vietnamensis Taxa nova e tribu Aralieae Benth. *Nov. Syst. Pl. Vasc.* 11: 226-240.
HA THI DUNG & GRUSHVITZKY I.V. 1985. — A new species of genus *Panax* from Vietnam. *J. Bot. U.R.S.S.* 70 : 518-522.
SHANG C.-B. 1983. — Révision du genre *Macropanax* Miq. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 1 : 33-52.
SHANG C.-B. 1984. — Le genre *Schefflera* en Chine et en Indochine. *Candollea* 39 : 453-86.

Manuscrit reçu le 26 juillet 1996 ;
version révisée acceptée le 18 novembre 1996.

A revision of *Peltiera*, a new, poorly known and probably extinct genus of Leguminosae (Papilionoideae-Aeschynomeneae) from Madagascar

Jean-Noël LABAT
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
labat@mnhn.fr

David J. DU PUY
Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, England.
d.dupuy@rbgkew.org.uk

KEY WORDS
Leguminosae,
Papilionoideae,
Peltiera,
Madagascar.

ABSTRACT
Peltiera, a new, poorly known and probably extinct genus of the tribe Aeschynomeneae (Leguminosae-Papilionoideae) is described. It includes two new species, both endemic to Madagascar (*P. alaotrensis* Du Puy & Labat and *P. nitida* Du Puy & Labat).

MOTS CLÉS
Leguminosae,
Papilionoideae,
Peltiera,
Madagascar.

RÉSUMÉ
Peltiera, un nouveau genre, peu connu et probablement éteint, de la tribu des Aeschynomeneae (Leguminosae-Papilionoideae) est décrit. Endémique de Madagascar, il est constitué de deux nouvelles espèces (*P. alaotrensis* Du Puy & Labat et *P. nitida* Du Puy & Labat).

Prior to the completion of an account of the subfamily Papilionoideae in Madagascar, three collections were located in the Paris herbarium (P) which appear to represent two new taxa in the tribe Aeschynomeneae (Benth.) Hutch. RUDD (1981) recognised 25 genera in this tribe, but LANVIN (1986, 1987) later transferred the genus *Diphysa* Jacq. from the Robineae to the Aeschynomeneae: along with the new genus described here, this brings the total number of genera in this tribe to 27, the subtribe Ormocarpinae Rudd containing nine of these genera. The tribe is represented by nine genera in Madagascar, of which one, *Arachis* L., is only known in cultivation, and two of them, *Ormocarpopsis* R. Vig. and the new genus here named *Peltiera*, are endemic to the island. Of the 37 species in this tribe recorded from Madagascar, 15 are endemic and a further species is only known elsewhere from the Comoro Islands.

The three specimens are very incomplete, but through the combination of all the characters observable it has become evident that these two closely related taxa are allied to two other genera of the Aeschynomeneae, *Ormocarpum* P. Beauv. and *Ormocarpopsis* R. Vig. (with 2 and 6 species respectively in Madagascar, LABAT & DU PUY 1996). The characters directly observable in these three herbarium collections preclude the incorporation of these two taxa in the genera already known from Madagascar, and similarly in any of the other 24 genera of the tribe (RUDD 1981). The characteristics of these taxa make the description of a new genus necessary, here named *Peltiera*, although it is still incompletely known.

Field investigations in Madagascar have been unsuccessful in locating more recent and complete material of these evidently rare species in their recorded localities. These disjunct areas, east of Lac Alaotra and the Moramanga area towards the eastern escarpment of the Central Plateaux, and in the northern end of the Tampokersa d'Ankazobe between the Ikopa and the Betsiboka Rivers in the western slopes of the Central Plateaux, are both very disturbed with only a few remnant forest patches still surviving. The Lac Alaotra region was well collected by many botanists and agronomists stationed at the Agricultural Experimental Station of Lac Alaotra. Similarly, the Moramanga region is easily accessible and well collected by botanists. In both of these sites the two species were collected only once prior to 1944, but have not been recorded since. The Tampoketsa of Ankazobe is almost entirely deforested, and it is possible that a rare species like *P. nitida* could have disappeared since the single collection was made in 1924. For these reasons we suggest that this genus is in critical danger, and may even be already extinct in Madagascar. This could be the first example of a modern genus which is described after it has become extinct.

Peltiera is allied to the genera *Ormocarpum* and *Ormocarpopsis*. The flowers of all three genera closely resemble each other, although the bracteoles are situated lower down the pedicel in *Peltiera*. These genera, in common with many of the Aeschynomeneae, all have, their stamens fused info two flanges of five. The leaves of *Ormocarpopsis* and *Peltiera* have a characteristic discolouration of the undersurface of the leaflet or the midvein of the leaflet (which may only become apparent on drying); this is absent in *Ormocarpum*. However, the pod structure is characteristic for each of these genera: *Ormocarpum* has lomentaceous pods with several, 1-seeded segments, jointed between the segments, the segments flat or strongly compressed and indehiscent; *Ormocarpopsis* pods are neither segmented nor compressed, contain 1-4 seeds and are indehiscent; *Peltiera* has segmented pods as in *Ormocarpum*, but only one segment develops (as indicated by the presence of aborted segments in mature fruits), and this segment is swollen, resembling *Ormocarpopsis*. The description of the pod given by PERRIER DE LA BÂTHIE, on the label of the type specimen of *P. nitida*, includes the phrase "Le fruit est ... plus ou moins charnu et, à la fin, déhiscent pour libérer la graine, qui est entourée d'un albumen ? assez épais blanc". The dried fruit do appear to split readily into 2 valves, but the fleshy white structure described as enclosing the seed (possibly a fleshy endocarp or aril) is not discernible in the dried material available. This description, if precise, is entirely different from either *Ormocarpum* or *Ormocarpopsis*. The surface texture of the pods is similar in

Ormocarpopsis and *Peltiera*, lacking strong longitudinal nerves, an unusual character in the subtribe Ormocarpinae (RUDD 1981).

This genus appears to be primitive in the tribe Aeschynomeneae, in common with the other genera in the subtribe Ormocarpineae (RUDD 1981), and this new discovery could be important in studies of the phylogeny of the tribe. If

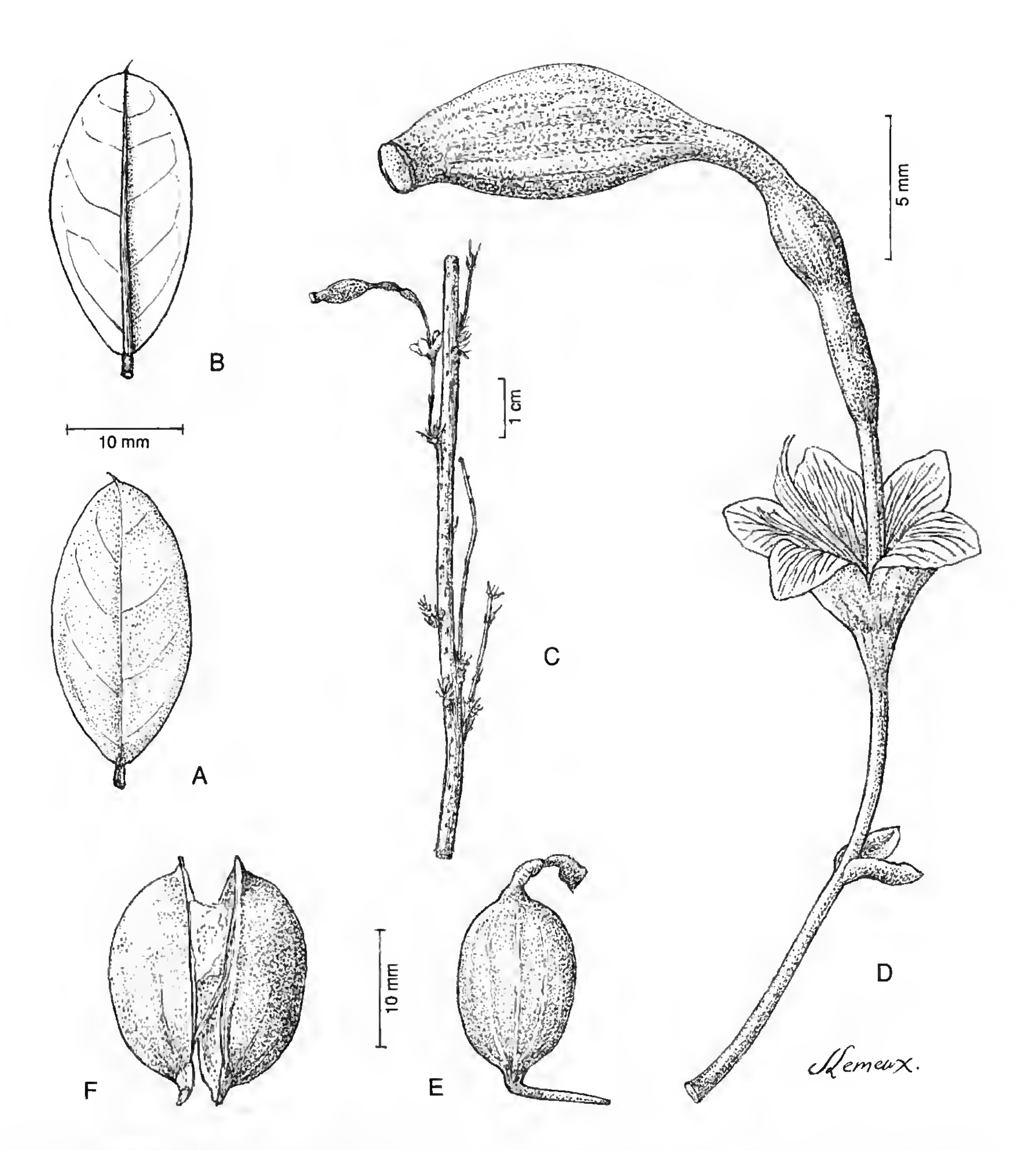


Fig. 1.—***Peltiera alaotrensis***: **A**, leaflet upper surface; **B**, leaflet lower surface; **C**, fruiting shoot; **D**, young fruit with calyx remnants; **E**, fruit; **F**, open segment of fruit. From *Cours 1812*.

future phylogenetic studies confirm the first results of CHAPPILL (1995), the Ormocarpinae represent a separate phylum from the other Aeschynomeneae, which is basal for the Psoraleeae, Dalbergieae, Amorpheae and another 12 tribes or parts of tribes. Following this hypothesis, the discovery of the genus *Peltiera* could also provide important information for the phylogeny of the entire Papilionoideae. Madagascar has been shown to be a primary centre of diversification in other primitive papilionoid tribes, such as has been demonstrated in the tribe Indigofereae with the presence of the basal genera *Phylloxylon* and *Vaughania* (see SCHRIRE 1995 and DU PUY et al. 1994, 1995). There appears to have been an ancient presence of this phylum in Madagascar, since perhaps as far back as the Cretaceous period, and the island is now a modern refugium for some ancient groups (LABAT 1996).

PELTIERA Du Puy & Labat, **gen. nov.**

Frutex; rami a brachyblastis instructi. Stipulae striatae. Folia impari-pinnata, alternifoliata, foliolorum costa subtus rubra. Flores solitarii vel in racemis brevibus congesti. Bracteolae pedicellorum infra medium insertae. Calyx subaequaliter 5-dentatus, basi ab hypanthio breviter terminatus. Vexillum erectum; alae inter venus ad basin plicatae; carina ecalcarata. Stamina in greges duos adnata. Ovarium stipitatum, lineare, glabrum vel a pilis glandulosis instructum, multiovulatum. Stilus elongatus, tenuis, curvatus, glaber. Legumen stipitatum, articulatum, articulo uno solum seminifero, aliis abortivis basi vel apice perstantibus. Articulatum verticaliter compressum, in valvis duabus patens, uniseminatum. Semen ellipsoidale, verticaliter compressum, hilo medio, exiguo.

TYPUS.—*P. nitida* Du Puy & Labat.

Shrubs. Twigs with brachyblasts (short, contracted lateral shoots densely covered in overlapping stipules). Stipules triangular, striate, with several, parallel veins. Leaves pinnate with alternate leaflets. Leaflets with a reddish midvein beneath which becomes black to near the apex on drying. Flowers solitary or in short racemes, produced on the brachyblasts and in the axils of leaves on young shoots, yellow. Pedicels with a pair of bracteoles in the lower half. Calyx 5-toothed, not distinctly 2-lipped, the lower tooth about as long as the others, with a short hypanthium. Standard petal erect with two basal protruberances; wings with crescent-shaped folds between the veins towards the base; keel without spurs. Stamens fused into 2 groups of 5; anthers medifixed, dehiscent through longitudinal slits. Ovary stipitate, linear, glabrous or with glandular hairs along the margins, with several ovules; style long, slender, curved, glabrous; stigma minutely capitate. Pod stipitate, segmented, but only a single segment developing, the aborted segments often persisting at the base or apex; segment vertically compressed, leathery or woody, splitting into 2 boat shaped valves, 1-seeded (the seed reported to be enclosed in a white, fleshy structure). Seed ellipsoidal, vertically compressed, with a small, central hilum.

A genus of two species endemic to Madagascar, occurring in central Madagascar and the higher altitude eastern escarpment forests.

This genus is dedicated to Maurice PELTIER, in recognition of his outstanding contributions to the knowledge of the Papilionoideae of Madagascar.

Key to the species of *Peltiera*

Leaves with 7 or 8 leaflets; leaflets up to 22 × 11 mm, not glossy, glaucous beneath; ovary glabrous .... **P. alaotrensis**

Leaves with (1-)2-4 leaflets; leaflets large, 33-55 × 20-30 mm, glossy; ovary with swollen-based glandular hairs along the margins .... **P. nitida**

Peltiera alaotrensis Du Puy & Labat, **sp. nov.**

Frutex. Folium foliolis 7-8 ellipticis-obovatis circa 18-22 mm longis et 7-11 mm latis, glabris. Legumen glabrum eglandulosum.

TYPUS.—*Cours 1812*, E central Madagascar, Rivière Menaloha, 1450 m, 11 Dec. 1944, fr. (holo-, P; iso-, K, P, TAN).

A shrub ca. 4 m tall; twigs glabrous; flowering from brachyblasts covered in persistent stipules.

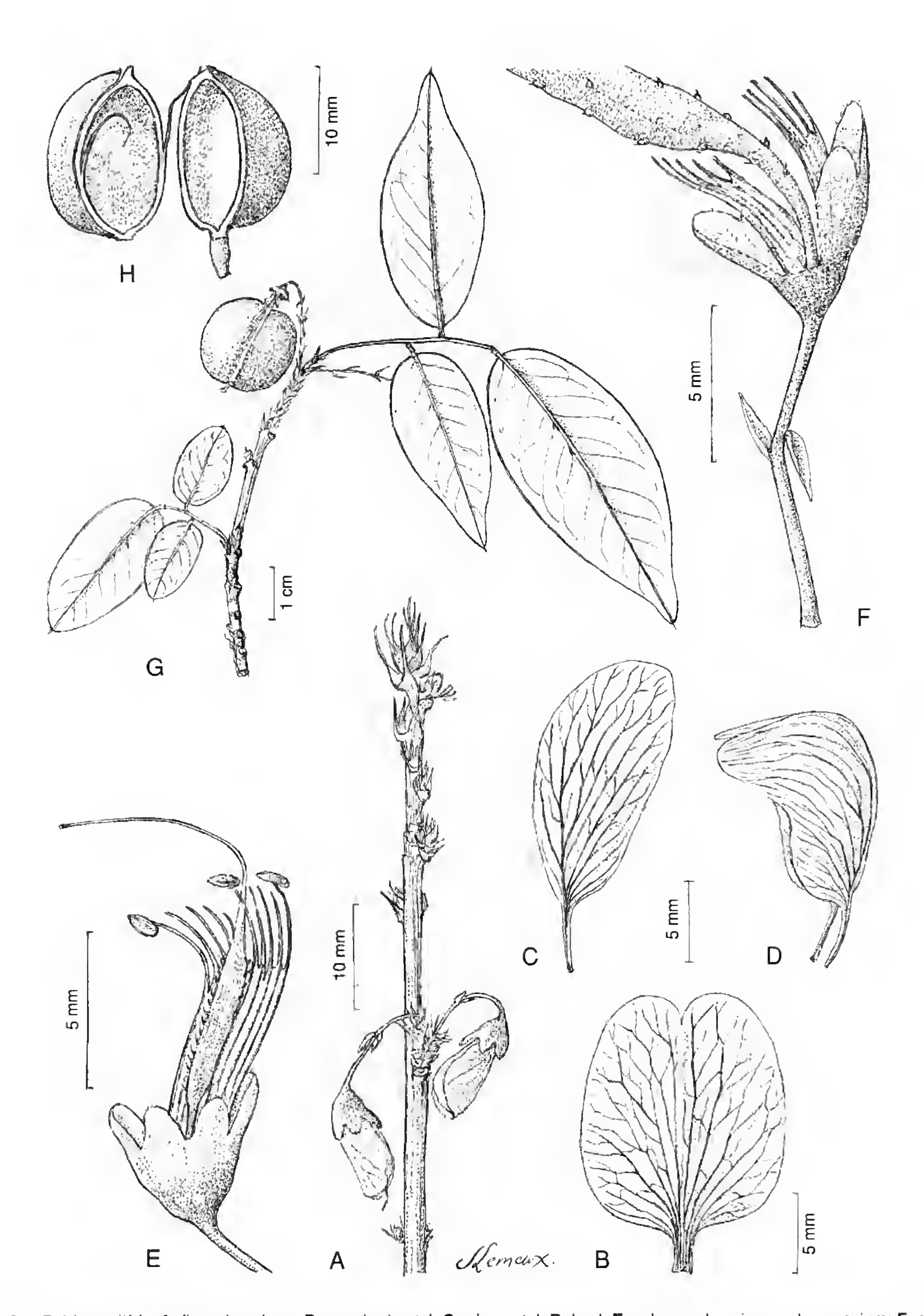


Fig. 2.—***Peltiera nitida***: **A**, flowering shoot; **B**, standard petal; **C**, wing petal; **D**, keel; **E**, calyx, androecium and gynoecium; **F**, calyx and young pod detail; **G**, fruiting shoot; **H**, open segment of fruit. A-E from *Decary 7233*; F-H from *Perrier de la Bâthie 15898*.

Stipules narrowly triangular, tapering, ca. 4 mm long, striate. Leaves with 7 or 8 alternate leaflets; rachis glabrous, somewhat zigzag, with a few minute tubercles. Leaflets elliptic to obovate, ca. 18-22 × 7-11 mm, base cuneate, apex obtuse and mucronulate, glabrous, glaucous beneath, not glossy, the central vein reddish beneath and drying black. [Flowers not known]. Pedicel (in fruit) 12-15 mm long, glabrous; bracteoles situated on the lower half of the pedicel, ovate, ca. 1.5 mm long. Calyx remnants ca. 5 mm long, glabrous; teeth obtuse, the lower tooth about as long as the others. Pod solitary, stipitate, segmented but only a single segment developing, the aborted segments persisting at the base or apex, glabrous and eglandular; fertile segment ellipsoidal, vertically compressed, 15-21 × 8-9 × 14-18 mm, splitting into 2 boat-shaped valves, containing a single large seed; seed ca. 12 × 9 mm.—Fig. 1.

Distribution and habitat.—E central Madagascar, only known from the type specimen collected east of Lake Alaotra, in somewhat seasonal evergreen forest, at 1450 m altitude.

Flowering time.—Not known (fruit present in December).

The habit and pods of this species are similar to *P. nitida*, but the leaves have more numerous leaflets, the leaflets are smaller, thinner in texture and not glossy, and there are no glands on the margins of the aborted segments of the pod.

Peltiera nitida Du Puy & Labat, **sp. nov.**

A P. alaotrensi Du Puy & Labat, *foliolis paucioribus majoribus nitentibusque differt.*

Typus.—*Perrier de la Bâthie 15898*, W Madagascar, env. de Mahatsinjo, confins nord du Tampoketsa entre l'Ikopa et la Betsiboka, ca. 900 m, Jan. 1924, fr. (holo-, P; iso-, K, P).

A shrub 1-5 m tall, flowering along with mature leaves; twigs glabrous; flowers produced from brachyblasts covered in persistent stipules and from the axils of leaves on young shoots. Stipules narrowly triangular, 6-9 mm long, with a long, tapering tip, striate. Leaves with (1-)2-4 alternate leaflets; rachis glabrous or with a few minute tubercles, terete, zigzag. Leaflets relatively large, elliptic to obovate, 33-55 × 20-30 mm, the base rounded, the apex acute to acuminate or cuspidate, mucronate, glabrous, glossy above and beneath, with the central vein prominent, thick and reddish beneath and drying black to near the apex. Flowers solitary or in short racemes up to 20 mm long, with up to 6 bracts but these mainly sterile; bracts narrowly triangular, ca. 4 mm long. Flowers ca. 12 mm long, yellow; pedicels 10-14 mm long, glabrous; bracteoles situated on the lower half of the pedicel (5-8 mm below the calyx), ovate, 1.5-2 mm long, with scarious margins, ciliate apically. Calyx ca. 6 mm long, glabrous except for a few marginal hairs, the hypanthium ca. 1.5 mm long; teeth subacute, the lower tooth about as long as the others. Standard subcircular, the limb ca. 10 × 10 mm, emarginate apically, with 2 callous protuberances at the base, the claw ca. 2 mm long. Wings asymmetrically obovate, the limb ca. 9 × 5 mm, rounded apically, oblique but not auriculate basally, the lower margin rounded, the surface with small, crescent shaped folds between the veins towards the base, with a claw ca. 2 mm long. Keel limb semicircular, ca. 9 × 4 mm, with a claw ca. 2 mm long. Ovary with a ca. 1.5 mm long stipe, linear, flat, ca. 4 mm long, with swollen-based glandular hairs along the margins, with 3 or 4 ovules; style slender, ca. 6 mm long; stigma minutely capitate. Pod stipitate, segmented when very young but only a single segment developing, the aborted segments persisting at the base or apex; fertile segment ellipsoidal, vertically compressed, 16-20 × 7-9 × 14-17 mm, splitting into 2 boat-shaped valves, containing a single large seed; seed ca. 12 × 8 mm (enclosed in a fleshy, white endocarp or aril?).—Fig. 2.

Distribution and habitat.—Central Madagascar, only known from two specimens, the type specimen from NW of Antananarivo, the other one from near Moramanga, in deciduous woodland remnants (W central) and margins of somewhat seasonal evergreen forest (E central), at ca. 900-1000 m altitude.

PARATYPE.—*Decary 7233*, E central Madagascar, Moramanga, 21 Feb. 1930, fl. (K, MO, P).

FLOWERING TIME.—February (but mature fruits also collected in January).

This species can be distinguished from all other species of *Peltiera, Ormocarpopsis* and *Ormocarpum* in Madagascar by its leaves with few, large, glossy leaflets.

Acknowledgments
We thank J. LEMEUX for the illustrations, and J.-J. FLORET for assistance with the Latin diagnoses. D.J. DU PUY would like to thank the Royal Society for the opportunity to undertake collaborative research in the Laboratoire de Phanérogamie, Paris, and the Weston Foundation for the support of his research in Madagascar and Kew. We would also like to thank the Directors and staff of the Laboratoire de Phanérogamie, Paris, the Royal Botanic Gardens, Kew, the Parc de Tzimbazaza, Antananarivo, and the Centre National de la Recherche sur l'Environnement, Antananarivo.

REFERENCES

CHAPPILL J.A. 1995.—Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis: 1-9, in CRISP M.D. & DOYLE J.J. (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 7, Phylogeny. Royal Botanic Gardens, Kew.

DU PUY D.J., LABAT J.-N. & SCHRIRE B.D. 1994.—Révision du genre *Vaughania* S. Moore (Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 16: 75-102.

DU PUY D.J., LABAT J.-N. & SCHRIRE B.D. 1995.—A revision of *Phylloxylon* (Leguminosae: Papilionoideae: Indigofereae). *Kew Bull.* 50: 477-494.

LABAT J.-N. 1996.—Biogéographie, endémisme et origine des Leguminosae-Papilionoideae de Madagascar: 95-108, in LOURENÇO W.R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris.

LABAT J.-N. & DU PUY D.J. 1996.—Two new species of *Ormocarpopsis* R. Viguier and a new combination in *Ormocarpum* P. Beauvois (Leguminosae-Papilionoideae) from Madagascar. *Novon* 6: 54-58.

LANVIN M. 1986.—The occurrence of cavanine in seeds of the tribe Robinieae. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 71-73.

LANVIN M. 1987.—A cladistic analysis of the tribe Robinieae (Papilionoideae, Leguminosae): 31-64, in STIRTON C.H. (ed.), *Advances in Legume Systematics*, part 3. Royal Botanic Gardens, Kew.

RUDD V.E. 1981.—Aeschynomeneae (Benth.) Hutch.: 347-354, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 1. Royal Botanic Gardens, Kew.

SCHRIRE B.D. 1995.—Evolution of the Tribe Indigofereae (Leguminosae-Papilionoideae): 161-244, in CRISP M.D. & DOYLE J.J. (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 7, Phylogeny. Royal Botanic Gardens, Kew.

Manuscript received 3 October 1996;
revised version accepted 13 January 1997.

New species and varieties in *Sesbania* (Leguminosae-Papilionoideae-Robinieae) from Madagascar and the Comoro Islands

Jean-Noël LABAT
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
labat@mnhn.fr

David J. DU PUY
Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, England.
d.dupuy@rbgkew.org.uk

KEY WORDS
Leguminosae,
Papilionoideae,
Sesbania,
Madagascar.

ABSTRACT
Morphological characters support the description of a new species and a new variety of *Sesbania* Adans. from Madagascar and the Comoro Islands: *Sesbania madagascariensis* Du Puy & Labat and *S. bispinosa* var. *grandiflora* Du Puy & Labat.

MOTS CLÉS
Leguminosae,
Papilionoideae,
Sesbania,
Madagascar.

RÉSUMÉ
L'étude des caractères morphologiques permet la description d'une nouvelle espèce et d'une nouvelle variété de *Sesbania* de Madagascar et de l'Archipel des Comores : *Sesbania madagascariensis* Du Puy & Labat et *S. bispinosa* var. *grandiflora* Du Puy & Labat.

Of the 21 genera recognised in the tribe Robinieae (Benth.) Hutch. (POLHILL & SOUSA 1981), only *Sesbania* is native to Madagascar. It is a genus of about 55 species, distributed throughout the tropics and subtropics, often occurring in seasonally damp or marshy habitats. The genus is represented in Madagascar by 3 native species, including 1 endemic species described here. They can occur in all vegetation zones, although they are lees frequently recorded from the humid eastern domain. The species can be difficult to distinguish: the shape of the appendages on the base of the standard petal is the most reliable and frequently used character.

Sesbania bispinosa (Jacq.) W. Wight

U.S. Dept. Agric. Bur. Pl. Ind. Bull. 137: 15 (1909).
Aeschynomene bispinosa Jacq., Ic. Pl. Rar. 3: 13, tab. 564 (1792).—Type: Illustration in Jacquin, Ic. Pl. Rar. 3: tab. 564 (1792), from a plant of unknown origin cultivated in Vienna.
Coronilla aculeata Willd., Sp. Pl. 3, 2: 1147 (1802), nom. superfl., based on *Aeschynomene bispinosa* Jacq.
Sesbania aculeata (Willd.) Poiret in Lam., Encycl. 7: 128 (1806), as "*Sesban aculeatus*", nom. illeg.

An erect, annual or short-lived perennial herb ca. 1-3 m tall; stems pithy within, becoming slightly woody with age, glabrous; minute prickles often present on the stems, leaf rachises and inflorescences. Leaves mostly 10-34 cm long, with ca. 20-48 pairs of leaflets; rachis often with minute prickles beneath; leaflets narrowly oblong, 8-30 × 2-5 mm, distinctly mucronate apically, glabrous or almost so.

Racemes 2-11 cm long, with 3-10 flowers, the peduncle often with minute prickles. Flowers 10-18 mm long, yellow, the standard flecked with purple-brown behind. Calyx 3-4 mm long, with 5 short, broadly triangular teeth. Standard oblong-elliptic, tapering basally, with 2 narrow appendages on the claw which are rounded to obtusely angled apically but not extended into free tips; wings about as long as the keel; keel limb oblong, almost twice as long as the claw. Staminal sheath 9-17 mm long.

Pods linear, subcylindrical, 130-280 × 2.5-3 mm, with an apical beak 5-15(-20) mm long, pale brown, the seed chambers 5-6 mm long. Seeds ca. 3 × 2 × 2 mm, brown.

S. bispinosa is widespread in Madagascar, particularly in western Madagascat and the lowet altitudes of the Central Plateaux. The type variety also has a widespread distribution including the Comoro Islands, the Mascarenes, E & S Africa, SE Asia and S America. In Madagascar this species occurs in open, marshy areas or as a ruderal species growing on damp, disturbed land around fields and habitations, at up to ca. 900 m altitude. The flowering time is from (October-) February to May (-July). It is sometimes used as a ground cover species in agricultural stations. This species is known in Madagascar under the vernacular names of Katsakatsa (W, central & S) and Ramanjato (E).

Two distinct variants can be distinguished in Madagascar, one of them with unusually large flowets for this species and often with fewer prickles. GILLETT (1963) tecognised an African variant with small flowets as var. *micrantha* (Chiov.) Gillett. The large-flowered variant from Madagascar is similarly recognised here as a distinct variety differing as follows:

Flowers 10-14 mm long (from the calyx base to the tip of the wing petals), the staminal sheath 9-13 mm long .... var. **bispinosa**
Flowers 15-18 mm long, the staminal sheath 14-17 mm long .... var. **grandiflora**

S. bispinosa var. **bispinosa**

The flowers of this variety in Madagascar seem to be identical to those which occur outside of Madagascat. This variety is cultivated in Madagascar, or is associated with cultivated ground. It is possible that it is introduced and naturalised, although there is some evidence that it may be native in the south and south-west.

S. bispinosa var. **grandiflora** Du Puy & Labat, **var. nov.**

A var. bispinosa *floribus majoribus, 15-18 mm longis, differt.*

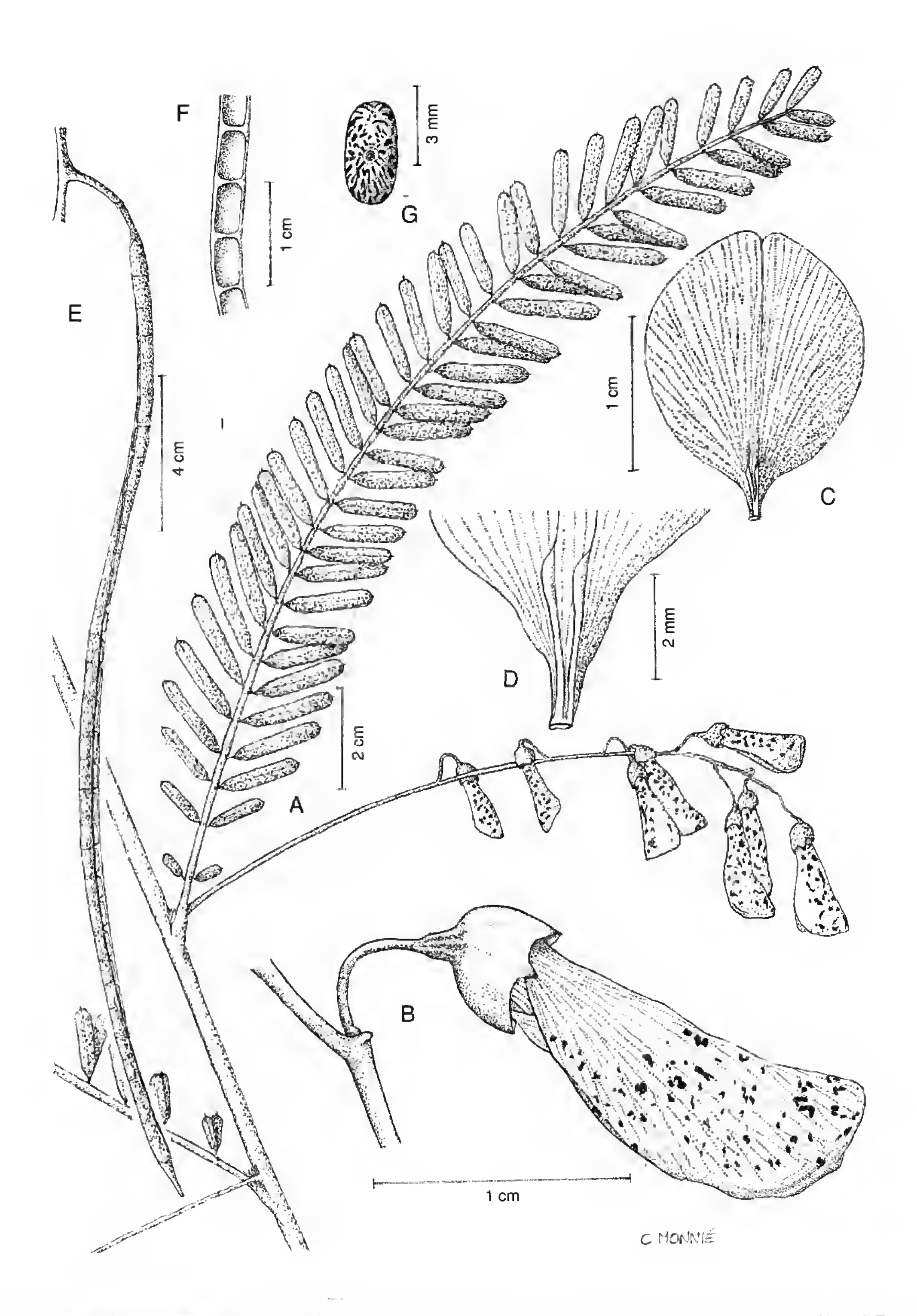


Fig. 1.—***Sesbania bispinosa*** var. ***grandiflora***: **A**, habit; **B**, flower; **C**, standard petal; **D**, base of the standard petal; **E**, pod; **F**, seed chambers; **G**, seed. (A-D drawn from *Peltier 5045*; E-G from *Grevé 21*).

TYPUS.—*J.-N. Labat, D.J. Du Puy & A. Couté 2637*, Province de Mahajanga, Antsalova, Ambinda, Ambodiriana, au NE d'Antsalova, Réserve Naturelle 9 Tsingy de Bemaraha, 18°41'18"S-44°42'30"E, 100 m, 27 Feb. 1995, fl. (holo-, P; iso-, K, MO, P, TAN).

PARATYPES.—MADAGASCAR: *Afzelius s.n.* (*P0003479*), Majunga [Mahajanga], 1 Apr. 1912, fl. (P); *Boivin 2216*, Nossi-bé [Nosy Be], June 1847, fl., fr. (P); *Decary 1639*, Maromandia, 2 Apr. 1923, fl. (P); *Gautier & Be 2868*, Réserve spéciale de Manongarivo: Besinkara, au-dessus d'Ambalafary, 14°4'S-48°17'E, 400 m, 24 Mar. 1996, fl. (G, P, TAN); *Grevé 21*, s.loc. 1889, fl., fr. (K, MO, P, PRE, TAN, WAG); *Peltier 2724*, Ihosy, 11 Feb. 1961, st. (P); *Peltier 5045*, Mahatsinjo (Rte Nat. 4), 26 Mar. 1964, fl. (K, MO, P, TAN); *Peltier 5820*, Mahaboboka, 30 Mar. 1966, fl. (K, MO, P); *Perrier de la Bâthie 16357*, Ouest, Près de Majunga [Mahajanga], s.d., fl., fr. (P); *Service Forestier 3*, Tsingy de Namoroka (8e Réserve), s.d., fl. (MO, P).—COMORO ISLANDS: *Boivin 47*, Mayotte, s.d., st. (P); *Boivin 3434*, Mayotte, bord du Lac Zéann à Pamanzi, July 1848, fl., fr. (P).

Sesbania bispinosa var. *grandiflora* has flowers closely resembling those of *S. bispinosa* var. *bispinosa* in the oblong shape of the keel limb, the oblong-elliptic standard petal with a tapering base, and the narrow, rounded or truncate appendages on the standard petal base. It appears to differ only in its larger flower size (Fig. 1). It has a similar distribution to var. *bispinosa* in Madagascar, and although this latter may be introduced there is no firm evidence that the original distributions differed: this large-flowered variant is therefore considered here to be a distinct variety, endemic to Madagascar and the Comoro Islands.

Sesbania madagascariensis Du Puy & Labat, **sp. nov.**

Affinis S. sericeae (Willd.) Link *sed floribus fere duplo majoribus, appendicibus vexilli carentibus.*

TYPUS.—*D.J. Du Puy, B.P. Du Puy & P. Ravonjiarisoa M158*, S central Madagascar, south of Betroka, ca. 12 km north of Isoanala, just south of the village of Mananovy, on Route Nationale 13 to Ihosy, 23°44'S-45°46'E, 675 m, 19 Feb. 1989, fl., fr. (holo-, K; iso-, MO, P, PRE, TAN, WAG).

An erect, short-lived perennial shrub to ca. 4 m tall; main stem becoming softly woody, often with whip-like secondary branches, pubescent especially on the young shoot tips, becoming thinly pubescent or glabrescent. Leaves often distantly spaced, 3-10 cm long, with 10-24 pairs of leaflets; rachis shortly hairy; leaflets narrowly oblong, 6-15 × 1.5-3.5 mm, mucronulate apically, glabrous above, thinly covered in short hairs beneath or with the hairs confined to the margins and midvein, deep green above and beneath.

Racemes mostly 5-10 cm long, with (4-)5-10 flowers, the peduncle and axis sparsely pubescent. Flowers 15-18 mm long, bright yellow, the standard mottled and flecked with purple-brown behind, the keel pale greenish white. Calyx 5-6 mm long, with 5 short, broadly triangular teeth. Standard subcircular, the base shallowly cordate, completely lacking appendages on the claw; wings about as long as the keel; keel limb semicircular, about as long as the claw. Staminal sheath 14-16 mm long.

Pods linear, subcylindrical (150-)200-300 × 2.5-3.5 mm, with a short apical beak ca. 5 mm long, pale brown finely mottled with darker brown, the seed chambers 5-6 mm long. Seeds ca. 3 × 2 × 2 mm, brown.—Fig. 2.

PARATYPES.—MADAGASCAR: *Académie Malgache s.n.* (*P0003502*), Ambatondrazaka, Mar. 1905, fl., fr. (P); *Allorge 575*, Ivohibe à Ihosy route 27, km 18, 3 Oct. 1992, fr. (P); *Alluaud 1*, Berongo, bords de la Tarasy, Sep. 1900, fl. (P); *Alluaud 31*, Berongo, bords de la Tarasy, Sep. 1900, fl., fr. (P); *Baron s.n.* (*P0003509*), s.loc., June 1889, fr. (P); *Baron 1456*, s.loc., s.d., fl., fr. (K, P); *Baron 2384*, s.loc., s.d., fl. (K, P); *Baron 3493*, s.loc., June 1889, fl., fr. (K, P); *Baron 4530*, s.loc., s.d., fl., j.fr. (K); *Baron 6889*, s.loc., s.d., fl., fr. (K); *Basse s.n.* (*P0003511*), environs d'Ihosy, Apr. 1931, fl., fr. (P); *Bosser 1928*, Ouest, Bemnono, Nov. 1951, fr. (TAN); *Bosser 3282*, Anjiajia, District d'Ambato-Boeni, Aug. 1952, fl., fr. (TAN); *Bosser 3552*, Anjiajia, District d'Ambato-Boeni, Aug. 1952, fl., fr. (TAN); *Bosser 8428*, Ouest, Marovoay, Sep. 1955, fr. (K, P); *Bosser 8429*, Ouest, Maintimaso (District de Marovoay), Sep. 1955, fl., fr. (P, TAN); *Bosser 9727*, Ouest, environs de Morondava, Sep. 1956, fl., fr. (P, TAN); *Catat 4351*, Ankaramena, se trouve également sur tout le plateau de l'Horombe,

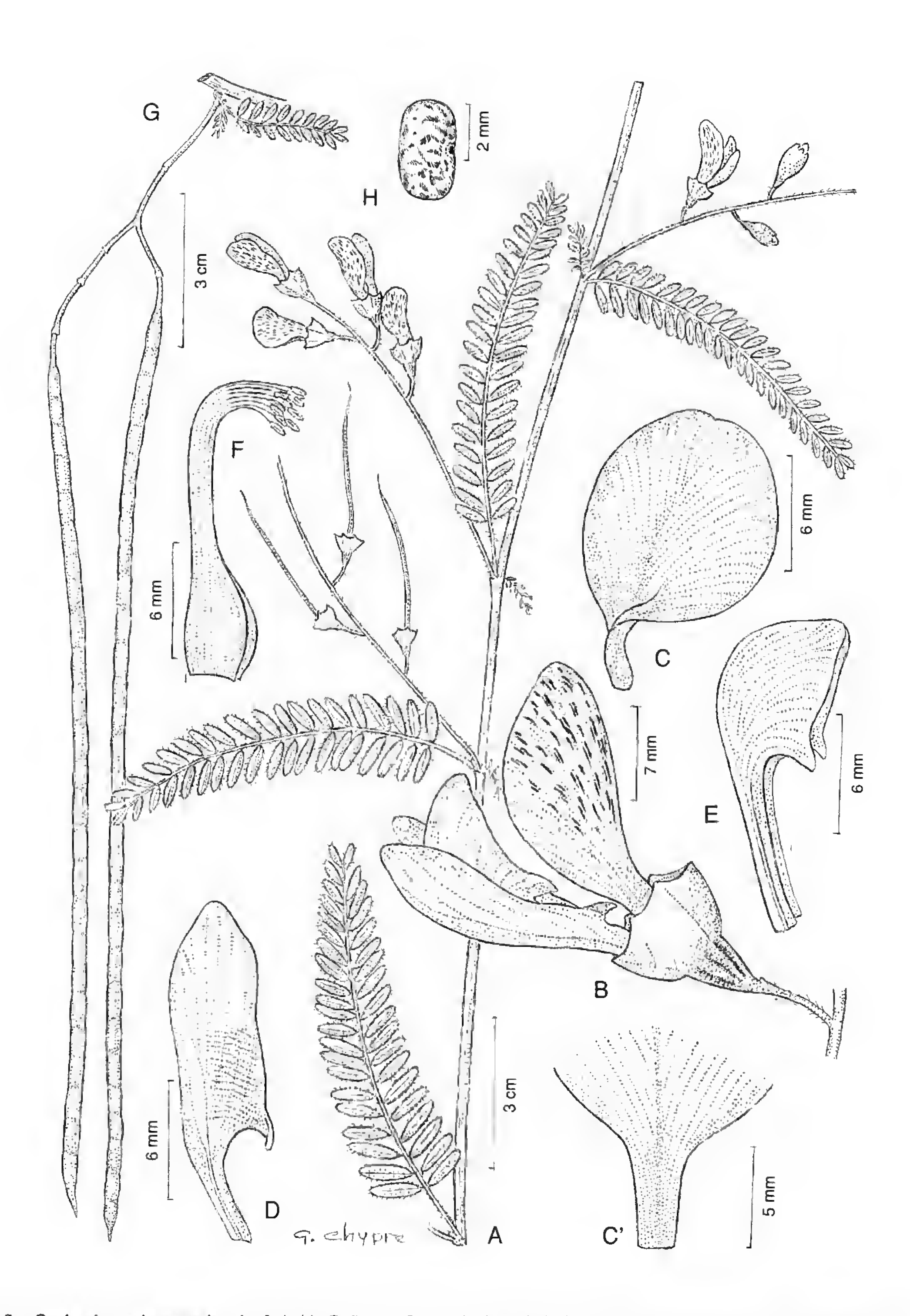


Fig. 2.—***Sesbania madagascariensis***: **A**, habit; **B**, flower; **C**, standard petal; **C'**, base of the standard petal; **D**, wing petal; **E**, keel petal; **F**, staminal sheath; **G**, pod; **H**, seed. (A-F drawn from *Du Puy, Du Puy & Ravonjiarisoa M158*; G-H from *Labat, Deroin, Edmond, Rabarison & Laivao 2170*).

June 1890, fl., fr. (MO, P); *Croat 30546*, Fianarantsoa, along the Hazofotsy River ca. 27 km east of Ranohira on Route Nationale 7 east of Tuléar, 840 m, 3 Feb. 1975, fl., fr. (MO, P, TAN); *Decary 353*, Ambatondrazaka, 19 June 1921, fl. (P); *Decary 4214*, Antanimora, Fort-Dauphin, 12 July 1926, fl., fr. (P); *Decary 4481*, Antanimora, Fort-Dauphin [Tôlañaro], 20 July 1926, fl., fr. (P, TAN); *Decary 8900*, vallée de l'Ikonda au N d'Antanimora, 30 Apr. 1931, fl. (P, TAN); *Decary 14504*, massif de l'Ankara, 23 July 1939, fl., fr. (MO, P); *Decary 14544*, massif de l'Ankara, 25 July 1939, fl., fr. (K, P, TAN); *Decary 14902*, Ankarafantsika, bord de rivière, 8 Aug. 1939, fr. (P); *Decary 15031*, Miandrivazo (Rég. Occid.), 12 Oct. 1939, fr. (P); *Decary 15603*, Antsingimavo, District de Maintirano, 12 Sep. 1940, fr. (B, K, MO, P); *Descoings 3735*, km 18, route d'Amanda le long de la vallée d'Ihosy vers l'est, 17 July 1958, fl., fr. (K, P, TAN); *Douliot s.n.* (*P0003527*), Ambiabe, 6 July 1891, fl., fr. (P); *Douliot s.n.* (*P0003529*), Kantsakantsa à Mahovahiriky, Aug. 1891, fl., fr. (P); *Geay 6356*, au S de la Sakamena, s.d., fl., fr. (P); *Grandidier s.n.* (*P0003531*), bords du Taheza, 14 Aug. 1898, fl., fr. (P); *Grevé 12*, s.loc., s.d., fl., fr. (K, MA, NY, P, PRE); *Hildebrandt 3031*, Nossi-bé [Nosy Be], Sep. 1879, fl., fr. (K, P); *Hildebrandt 3131*, Nossi-bé [Nosy Be], Sep. 1879, fl., fr. (P); *Humbert 2652*, vallée de l'Onilahy, vers l'embouchure, 10-50 m, 27/30 Sep. 1924, fl., fr. (MO, P); *Humbert & Swingle 4395*, vallée de la Betsiboka, en aval de Maevatanana, 30-80 m, 5/6 July 1928, fl., j.fr. (K, P); *Jardin Botanique 3568*, dans les vallées de la montagne de Fiva, 15 Aug. 1938, fr. (K, P); *Jardin Botanique 5289*, Antafiandakana, Ampombilava, Befandriana N, 23 Aug. 1942, fr. (P); *Labat, Deroin, Edmond, Rabarison & Laivao 2170*, Réserve Naturelle 9 Tsingy de Bemaraha, route Antsalova-Tsiandro, Berano, 18°39'S-44°44'E, 100-200 m, 24 Nov. 1992, fr. (K, MO, P, TAN, WAG); *Kitching s.n.*, Bara country, s.d., fl., fr. (K); *Leandri & Chauvet 3737*, vallée de l'Onilahy en aval de Tongobory, 0-300 m, 8 Nov. 1960, fr. (K, MO, P, PRE, WAG); *Morat 877*, route de Marovoay, Mitsinjo, Nov. 1964, fr. (TAN); *Peltier 1136*, Andranofasika, à la bifurcation Ambato-Boeni Majunga, 21 Sep. 1959, fl. (G, P); *Peltier 1140*, Mangarua, District d'Ambato-Boeni, 22 Sep. 1959, fr. (NY, P); *Peltier 2027*, entre Ranomafana et Soavina, 17 Mar. 1960, fl. (BR, MA, P, PRE); *Peltier 2537*, Anjamala (District de Tuléar), 19 Aug. 1960, fl., fr. (P); *Peltier 2595*, Bevilany (District d'Amboasary), 26 Aug. 1960, fl. (MO, P); *Peltier 2734*, Ihosy, terrain d'aviation, 11 Feb. 1961, fl. (MA, P); *Peltier 2904*, radier d'Andiolava (District d'Ihosy), 18 Feb. 1961, fl. (P); *Peltier 3076*, km 530 route de Tuléar, 23 Feb. 1961, fr. (P); *Peltier 3305*, Ampijoroa-Ankarafantsika, 6 Aug. 1961, fl., j.fr. (MO, P); *Peltier 4834*, P.K. 40, route Ihosy-Farafangana, 22 Feb. 1964, fr. (P, WAG); *Peltier 5032*, Tetezankazo (Andriba), 26 Mar. 1964, fl. (P, WAG); *Peltier 5323*, Marokoloy (Antsiafabositra), 14 Mar. 1965, fl., j.fr. (K, MO, P); *Peltier 5344*, Berivotra (Majunga), 2 Jan. 1965, fl., j.fr. (K, MO, NY, P, PRE); *Perrier de la Bâthie 226* (*P0003555*), Suberbiéville, May 1897, fl., fr. (P); *Perrier de la Bâthie 226* (*P0003558*), Ouest, bord de la Betsiboka (Boina), May 1899, fr. (P); *Perrier de la Bâthie 4079*, Ouest, Ambonga et Boina, s.d., fl., fr. (P); *Perrier de la Bâthie 4356*, Ouest, Ambongo et Boina, s.d., fl., fr. (P); *Rabantamdlala 181*, Morondava, 1990, fl., fr. (P); *Rakotozafy 1011*, Réserve Naturelle 9, Bekopaka, 8 July 1970, fr. (TAN); *Randrianampionona 264*, Toliara, Tôlanāro, Andohahela, Réserve Intégrale 11, Parcelle 3, 25°4'S-46°41'E, 100-300 m, 8-10 Apr. 1993, fl., j.fr. (MO, P, TAN); *Réserves Naturelles 1-R-80*, Menarahaka-Ihosy, 22 Aug. 1953, st. (P); *Réserves Naturelles* (*Rakotovao*) *4197-RN*, Réserve Naturelle 8, Andranomavo, District de Soalala, 12 July 1952, fl., fr. (P); *Réserves Naturelles* (*Rakoto Jean*) *9038-RN*, Lohony, Antambohobe, District d'Ivohibe, 11 May 1957, fl. (P); *Service Forestier 1927-SF*, Ankaramena, Ambalavao, 19 June 1949, fl. (P); *Service Forestier 3620-SF*, Samiravo, 10 Jan. 1951, fr. (P); *Service Forestier 4754-SF*, Forêt de Menarahaka, Canton de Sakalahila, District d'Ihosy, 16 Nov. 1951, fr. (P); *Waterlot 322*, Diégo-Suarez, Ambilobe, s.d., fl., fr. (P).

S. madagascariensis most closely resembles *S. sericea* (Willd.) Link, but it differs in its flowers which are almost twice as large, and in the complete absence of appendages at the base of the standard petal. This latter character is very distinctive within the genus *Sesbania.*

This species can be found throughout W Madagascar, particularly in the Boina, and in the lower altitudes of S central Madagascar in the region around Ihosy. It is present in marshy areas, along rivers and around rice fields, on sand or clay soils, from sea level up to ca. 1000 m altitude. The flowering time is from January to September. This species is known in Madagascar under the vernacular names Katsakatsa, Kasakasa (W & S central), Kitsakitsana (W), Manjato, Manjatolahy (N) and Tambazotra (W).

Acknowledgments

We thank G. Chypre & C. Monnié for the illustration, and B. Verdcourt for assisrance with the Latin diagnoses. D.J. Du Puy would like to thank the Royal Society for the opportunity to undertake collaborative

research in the Laboratoire de Phanérogamie, Paris, and the Weston Foundation for the support of his research in Madagascar and Kew. We would also like to thank the Directors and staff of the Laboratoire de Phanérogamie, Paris, the Royal Botanic Gardens, Kew, the Parc de Tzimbazaza, Antananarivo, and the Centre National de la Recherche sur l'Environnement, Antananarivo. The field work in Madagascar was supported by the National Geographic Society.

REFERENCES

GILLETT J.B. 1963.—*Sesbania* in Africa (excluding Madagascar) and Southern Arabia. *Kew Bull.* 17: 91-159.

POLHILL R.M. & SOUSA M. 1981.—*Robinieae*: 283-288, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legumes Systematics* 1. Royal Botanic Gardens, Kew.

Manuscript received 3 July 1996;
revised version accepted 16 December 1996.

Floristic richness in the Africa-Madagascar region: a brief history and prospective

Philippe MORAT
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
morat@mnhn.fr

Porter P. LOWRY II
Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.
lowry@mobot.org
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
lowry-p@mnhn.fr

ABSTRACT
The floras of southern Africa (22,000 species) and Mediterranean Africa (6,000 species) are comparatively well known and have been the subject of many recent treatments; however, numerous gaps still exist in our understanding of the flora of tropical Africa (25,000 species). Certain regions are not covered by any of the current flora or inventory projects, whereas others are inaccessible for political reasons. Data on the floristic richness of the countries and regions in the Africa-Madagascar area are updated. Using the example of Madagascar, the density index is re-evaluated, showing that the values previously presented are underestimates. Most of the current floras and other large projects are progressing very slowly because of political instability in the areas concerned, lack of sufficient funding, and sepecially a shortage of qualified taxonomists. Several checklists are being prepared using modern computer technology, which now makes it possible to envision both a global checklist for the entire Africa-Madagascar area, and a General Flora of Tropical Africa similar to the Flora Neotropica, as suggested by LÉONARD in 1975.

KEY WORDS
Africa,
Madagascar,
floristic richness,
floras.

RÉSUMÉ

Si la flore de l'Afrique australe (22 000 espèces) et celle de l'Afrique méditerranéenne (6 000 espèces) sont relativement bien connues et sont l'objet de nombreux traitements récents, la flore tropicale africaine (25 000 espèces) présente encore de nombreuses lacunes dans sa compréhension. Certaines régions ne sont couvertes par aucun projet de Flore ni même d'inventaire, tandis que d'autres sont rendues inaccessibles par des troubles d'ordre politique. Des données entièrement actualisées concernant la richesse floristique dans différents états ou régions du domaine africano-malgache sont ici fournies. De même, à partir de l'exemple de Madagascar une ré-évaluation du "density index" est entreprise montrant la sous-estimation admise jusqu'à présent pour les pays du domaine africano-malgache. La plupart des Flores et des grands projets actuels ne progressent que très lentement, par manque de stabilité politique des états concernés, des crédits et surtout de taxonomistes qualifiés. Grâce aux possibilités offertes par l'outil informatique, de nombreuses checklists sont en cours d'élaboration qui permettent dès maintenant d'envisager d'une part une checklist globale pour l'ensemble du domaine étudié et d'autre part la réalisation d'une Flore Générale d'Afrique Tropicale, à l'image de la Flora Neotropica, comme l'avait déjà proposé LÉONARD en 1975.

MOTS CLÉS
Afrique,
Madagascar,
richesse floristique,
flores.

INTRODUCTION

The Africa-Madagascar phytogeographic region covers approximately 30.9 million km^2, including numerous islands in the surrounding waters (e.g., Mascarenes, Seychelles, Comoros, Socotra, Bioko, Cape Verde, etc.). According to the most recent estimates, the region includes a vascular plant flora of about 55,000 species, with nearly 45,000 occurring on the African continent, an estimated 21-25,000 of which are found in the tropical areas south of the Sahara and north of Namibia, Botswana, and South Africa (World Conservation Monitoring Centre 1992; BEENTJE et al. 1994; LEBRUN & STORK 1995) and about 22,000 in Southern Africa (COWLING et al. 1989; SMITH et al. 1995), with an additional 10-12,000 species occurring in Madagascar (HUMBERT 1959; PHILLIPSON 1994; SCHATZ et al. 1996). While the flora of this region is not nearly as rich as those of tropical America (with ca. 90,000 species; HENDERSON et al. 1991) and Asia (about 45,000 species), it is nevertheless far from being well known.

The evolution and diversification of the flora of the Africa-Madagascar region are largely due to the age of the continent and adjacent islands, and to their geological and climatological histories, which have together resulted in the very broad array of edaphic conditions observed today. A tremendous range of habitats are found in the region, which are reflected in an impressive variety of vegetation types, from dense, perhumid forests to drier deciduous forests, shrublands, woodland and grassland, and some of the world's harshest deserts, each of which also has one or more corresponding degraded forms such as secondary grasslands ("savannas") and secondary bushlands that are the result of human action.

The purpose of this paper is to evaluate progress in the development of our understanding of the botanical diversity in the Africa-Madagascar region. The information presented here is intended not only to summarize what we know today and where the gaps occur in our knowledge, but also to stimulate further studies of the flora of this important and intriguing region.

DISTRIBUTION OF FLORISTIC RICHNESS

The floristic richness in the Africa-Madagascar region is very irregularly distributed. Early studies, which were global in scale, pointed out the existence of a center of exceptional diversity in the Cape Province, which was quickly recognized as a floristic kingdom (ENGLER & DIELS 1936), an interpretation that has consistently been followed by modern authors (e.g., TURRILL 1959; GOOD 1974; TAKHTAJAN 1986). Similarly, the Malagasy floristic region has long been recognized as having remarkably high levels of both endemism and species diversity (ENGLER & DIELS 1936; HUMBERT 1959; KOECHLIN et al. 1974; TAKHTAJAN 1986; PHILLIPSON 1994).

Many estimates of the number of species occur-

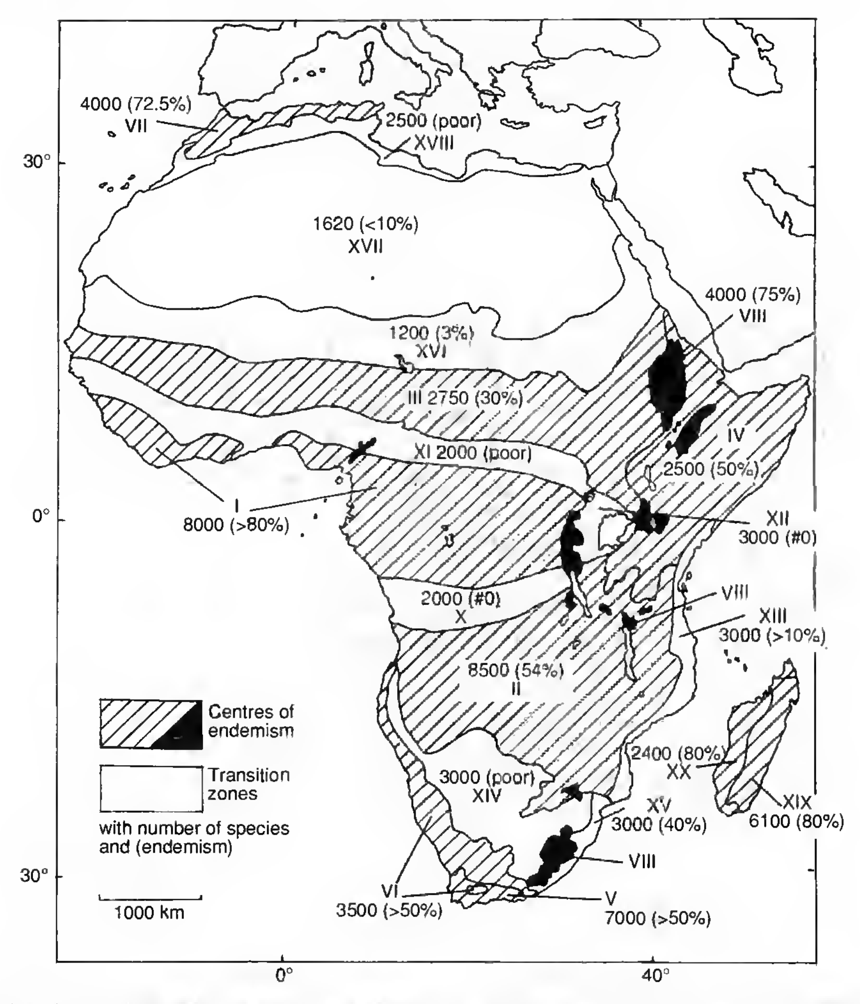


Fig 1.—Main phytochoria of Africa and Madagascar: I, Guineo-Congolian regional centre of endemism. II, Zambezian regional centre of endemism. III, Sudanian regional centre of endemism. IV, Somalia-Masai regional centre of endemism. V, Cape regional centre of endemism. VI, Karoo-Namib regional centre of endemism. VII, Mediterranean regional centre of endemism. VIII, Afromontane archipelago-like regional centre of endemism, including IX, Afroalpine archipelago-like region of extreme floristic impoverishment (not shown separately). X, Guinea-Congolia/Zambezia regional transition zone. XI, Guinea-Congolia/Sudania regional transition zone. XII, Lake Victoria regional mosaic. XIII, Zanzibar-Inhambane regional mosaic. XIV, Kalahari-Highveld regional transition zone. XV, Tongaland-Pondoland regional mosaic. XVI, Sahel regional transition zone. XVII, Sahara regional transition zone. XVIII, Mediterranean/Sahara regional transition zone. XIX, East Malagasy regional centre of endemism. XX, West Malagasy regional centre of endemism.—After WHITE 1993.

ring in the Africa-Madagascar region have been made over the years (see below), each of which was the result of an updated compilation of data for various areas. These estimations have evolved constantly as readjustments were made following the completion of floras, revisions of individual families, monographs, checklists, maps, field work, etc.

The floristic richness of tropical Africa, including the area south of the Sahara to Angola, Zambia, Zimbabwe, and Mozambique, was for many years substantially overestimated at 30-35,000 species (e.g., BRENAN 1978). Recent studies by LEBRUN & STORK (1995) indicate, however, that a more realistic figure would be about 25,000 species, slightly more than the figure of 22,000 currently reported for the Southern African region (Namibia, Botswana, South Africa, Lesotho, and Swaziland) (COWLING et al. 1989; SMITH et al. 1995), while about 10,000 species are throught to occur in North Africa (QUÉZEL 1985). Estimates for Madagascar range from 10,000 (HUMBERT 1959; PHILLIPSON 1994) to approximately 12,000 (GUILLAUMET & KOECHLIN 1971; SCHATZ et al. 1996), the latter of which is certainly more realistic.

One of the most widely cited publications that assesses the distributions of floristic richness in Africa is the AETFAT/UNESCO/UNSO vegetation map (WHITE 1983). WHITE recognized 20 phytochoria, including 10 regional centers of endemism separated from each other by one of seven regional transition zones; 2 regional mosaics and an afroalpine archipelago-like region of extreme floristic impoverishment were also recognized. A center of endemism was defined as having more than 50% of its flowering plant species endemic to the region, and a total of 1,000 endemic or near-endemic species (WHITE 1983, 1993). These regional centers of endemism correspond largely with the floristic areas recognized by ENGLER & DIELS (1936) and GOOD (1974), and subsequently simplified by TAKHTAJAN (1986). WHITE (1983) provided an assessment of the total number of species and the percentage of endemism in each phytochorion (Fig. 1), although in at least some cases these were probably underestimates.

DISTRIBUTION BY COUNTRY

In order to evaluate our current understanding of African floristics, an assessment can be made of the total number of species thought to be present in each country, or each group of countries being treated together by ongoing or recently completed flora projects. Most of these projects (which include the publication of comprehensive floras, but in some cases also inventories and checklists) strictly follow political borders, which in nearly all cases are artificial, at least with regard to the distribution of plant diversity. Some projects are strictly national in scope (e.g., Flore du Gabon, Flore du Cameroun), while others include several countries (such as Flore de l'Afrique Centrale, Flora of Tropical East Africa, and the Numération des plantes d'Afrique tropicale). There are only a few examples of projects that cut across political boundaries, such as Flora Zambesiaca, which includes the Caprivi Strip of Namibia, or the Flora of West Tropical Africa, whose coverage has a northern limit that follows the sixteenth parallel, corresponding approximately with the southern limit of the Flore de l'Afrique du Nord and the Med-Checklist project.

The current estimate of the number of species that occur in each country within the Africa-Madagascar region is shown in Fig. 2. The data are based on LEBRUN (1976, as revised in 1991), the World Conservation Monitoring Centre (1992), and BEENTJE et al. (1994), and have been further revised and updated where possible using a combination of more recently available information and several older sources that are considered to provide the most accurate figures available today for particular areas (GUINEA 1946; KEMP 1983; HIEPKO & SCHOLZ 1989; AKPAGANA & BOUCHET 1994; AKPAGANA et al. 1994; FRIEDMANN 1994; LÉONARD 1994; BOULOS 1995; LEBRUN 1997a, 1997b). The current data are not totally comparable from one country or region to another, primarily because the documents on which they are based do not always indicate whether for example they are dealing with all vascular plants or angiosperms only, or whether they cover only the indigenous flora or all of the species present in a given area,

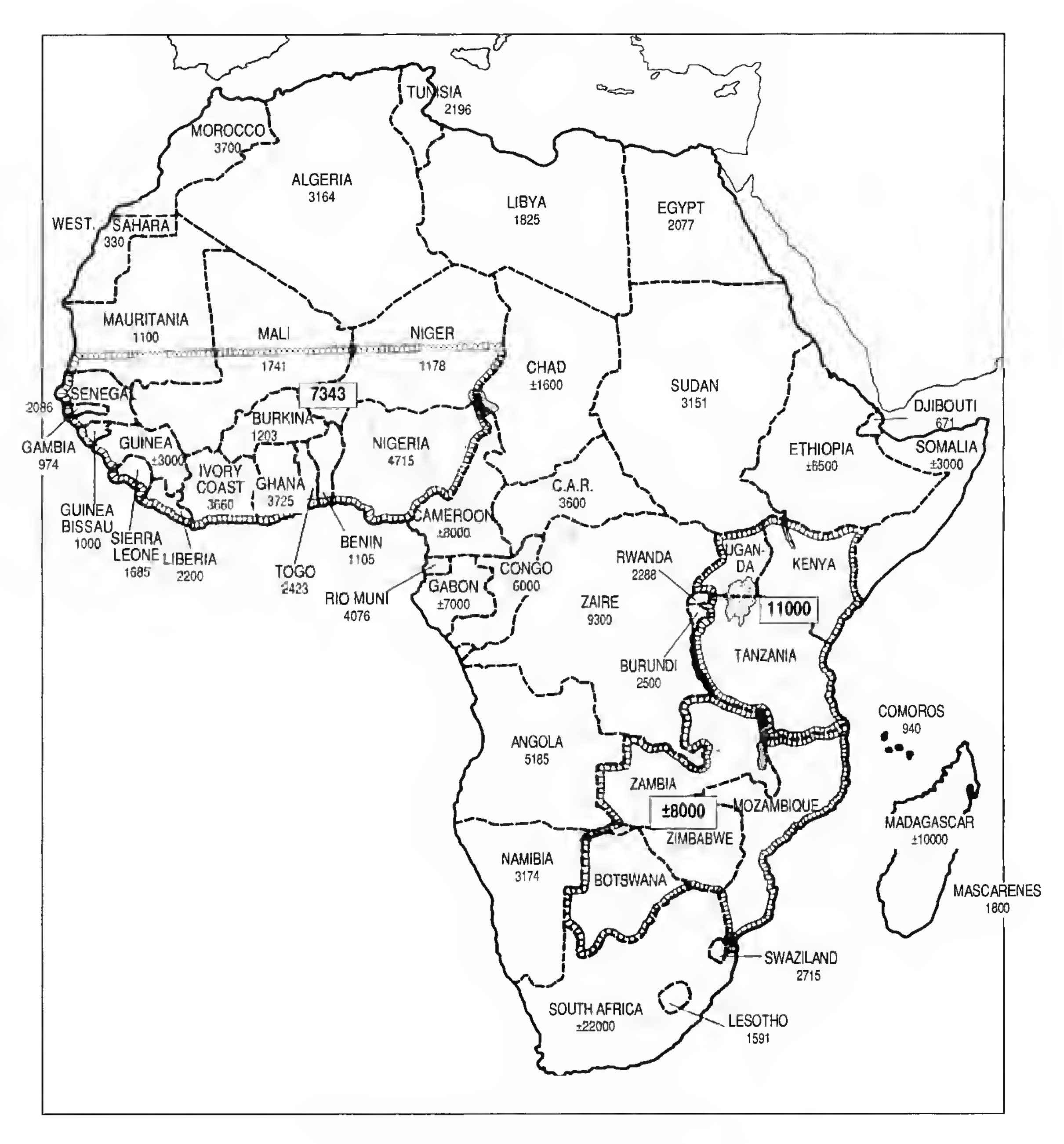


Fig 2.—Distribution of floristic richness by country or ongoing project.

including those that are naturalized and/or cultivated. Furthermore, although the figures published for some countries are presented as being accurate and exhaustive down to the last species (such as values of 2,423 species for Togo, or 1,203 for Burkina Faso), in fact they only reflect the information available to the authors at the time their works were completed (e.g., Guinea 1946; Lebrun et al. 1991).

In reality, all of the numbers presented in Fig. 2

must be regarded as approximations, which will inevitably change as additional botanical exploration, analysis of specimens, and taxonomic revision proceed. Thus, while the level of accuracy indicated at the time of publication of these works can reasonably be accepted, provided that the constraints and limitations indicated by the authors are kept in mind (such as poorly explored or unknown areas, and the lack of sufficient herbarium collections), even the most carefully compiled figures nevertheless quickly become outdated as new collections and information become available, and as taxonomic concepts are revised. For example, the number of species recorded from Togo increased in just a decade from 2,195 reported by BRUNEL et al. (1984) to 2,423 cited by AKPAGANA & GUELLY (1994; after corrections are made to the errors in the figures they provide).

For areas in which flora projects are still in progress, the data presented in Fig. 2 are estimates derived by extrapolation from the work already completed, taking into consideration the projected richness of the particular groups that remain to be treated. In most cases, these figures were either provided by, or at least verified by, the person(s) responsible for coordinating the respective projects. In a few cases, we have had to estimate the numbers of species ourselves using the available base line information, much of which is very difficult to verify.

It is worth noting that the "Dahomey Gap" referred to by FRODIN (1984) has now been closed, or at least largely so, by the completion of the "Flore analytique du Togo" (BRUNEL et al. 1984), as well as a careful inventory of the plants occurring in Burkina Faso (LEBRUN et al. 1991) and a somewhat cursory listing of those in Benin (SOUZA 1989). On the other hand, Liberia and Guinea remain very poorly known.

CURRENT STATE AND PROGRESS OF FLORAS

Thanks in large part to the Association for the Taxonomic Study of the Flora of Tropical Africa (known by its French acronym, AETFAT), progress made by the various flora projects in sub-Saharan Africa has been regularly evaluated (BAMPS 1994). Since the most recent update (i.e., between June 1994 and December 1996), new treatments (or partial treatments) covering 65 families have been published entirely or in

TABLE 1.—Progress in ongoing African flora projects between June 1994 and December 1996.

	Camer.	Gabon	C. Afr.	Ethiopia	Somalia	FTEA	Angola	Zamb.	S.Afr.	Madag.	Masc.	TOTAL
Number of families published between June 1994 and December 1996 (according to BAMPS 1994 and updated) (pers. comm.)	0	1	2	1	1	32	12	2	0	0	13	65
Date of publication of first fascicule or volume	1963	1960	1948	1991	1993	1952	1937	1960	1963	1936	1976	
Percent published or accessible	25	33	67	13	46	72	55	45	13	60	65	

Camer. = Flore du Cameroun
Gabon = Flore du Gabon
C. Afr. = Flore de l'Afrique Centrale
Ethiopia = Flora of Ethiopia
Somalia = Flora of Somalia
FTEA = Flora of Tropical East Africa
Angola = Conspectus Florae Angolensis
Zamb. = Flora Zambesiaca
S. Afr. = Flora of Southern Africa
Madag. = Flore de Madagascar et des Comores
Masc. = Flore des Mascareignes

part in the ongoing floras, as indicated in Table 1. Data from regional or national floras (for example those for Togo and Mozambique), as well as from more restricted or incomplete works (e.g., floras limited to specific groups such as trees, ferns, grasses, etc.) or incomplete projects (including those for Ghana, Nigeria, Ivory Coast, and Rwanda), have only been taken into consideration in a few cases, primarily because these treatments cover areas that are included in other, more extensive projects such as the Flora of West Tropical Africa, Flora Zambesiaca, Flore d'Afrique Centrale, etc.

Careful examination of the list of 65 family treatments presented in Table 1 shows that they are very unequal in size, largely reflecting the overall richness of each group within the Africa-Madagascar region. Some additional variation may also be due to differences in species concepts or taxonomic system (e.g., recognition of Tristichaceae as distinct from Podostemaceae). Nevertheless, as indicated by BAMPS, THULIN, POPE and WHITEHOUSE (pers. comm.), several very large and important groups have been revised since BAMPS' most recent compilation (1994), including:

— Poaceae (Flora of Ethiopia, Flora of Somalia),

— Euphorbiaceae, in part (Flora Zambesiaca, Flore de l'Afrique Centrale),

— Orchidaceae, all (Flora of Somalia) or in part (Flora Zambesiaca).

It is perhaps worth noting that two thirds of the family treatments published during the period from 1994 to the end of 1996 (Table 1) appeared in the Flore des Mascareignes and Flora of Somalia, which both cover a small area with a limited number of species, the latter of which is a rapidly expanding project.

Regarding the current state of progress of the various sub-Saharan flora projects and floristic compilations, three have now been completed: Flora of West Tropical Africa in 1972; Flora of Sudan in 1956; and the Prodromus einer Flora von Südwestafrika in 1972. Three other large endeavors are now approximately two thirds complete: Flora Zambesiaca, Flora of Tropical East Africa, and Flore de l'Afrique Centrale. The other ongoing sub-Saharan projects, covering Gabon, Cameroon, Madagascar and the Comoros, Somalia, Ethiopia, the Mascarenes, etc., are at various stages of completion, and are in many cases progressing very slowly, usually due to a combination of insufficient funds and/or a lack of personnel.

In Southern Africa, the Flora Capensis is now outdated, and the Flora of Southern Africa, covering the area south of Angola, Zambia, Zimbabwe and Mozambique, is only about 13% complete (P. GOLDBLATT, pers. comm.) and is currently inactive, although it remains a long-term priority project (SMITH et al. 1995). This area is considered one of the best known floristically within the Africa-Madagascar region, largely because numerous modern partial floras and monographs have been published covering all or parts of Southern African. Also, a comprehensive database, PRECIS, has been compiled that includes specimen and taxon information on essentially all of the estimated 22,000 species and 2,500 infraspecific taxa occurring in the area (SMITH et al. 1995).

In North Africa, a flora is available for Egypt (TÄCKHOLM 1969, 1974), updated by a more recent checklist (BOULOS 1995), while the rest of the region, including the countries from Libya to the northern part of Mauritania, is covered by MAIRE's Flore de l'Afrique du Nord (1952-1987), which has been updated by QUÉZEL (1985), and is now 65% complete. The Med-Checklist OPTIMA project, which includes the Mediterranean part of Africa, has compiled information on about 6,000 of the estimated total of 20,000 species that occur in the area, but is now progressing very slowly for the reasons mentioned above regarding other projects.

PROBLEMS AND INFORMATION GAPS

In addition to the floristic works mentioned above, numerous monographs, distribution maps and indexes are also available, including Distributiones plantarum africanarum (Anon. 1969-) and the Index de répartition des plantes vasculaires d'Afrique (LEBRUN & STORK 1977, 1981; STORK & LEBRUN 1988), along with many vegetation maps at various scales, all of which are

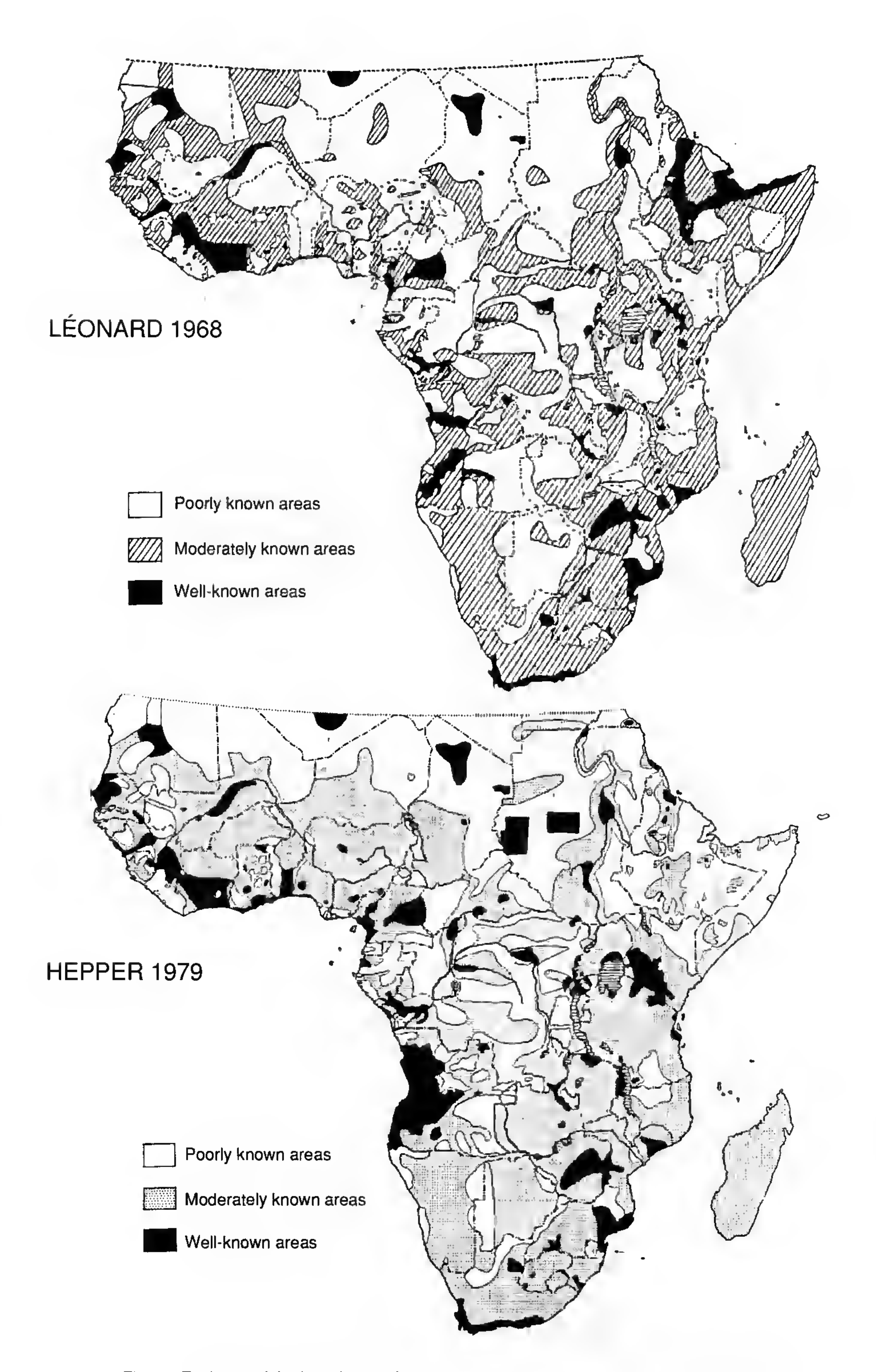


Fig 3.—Evolution of the knowledge of the Africa-Madagascar flora between 1968 and 1979.

too numerous to cite here. A number of gaps nevertheless remain, primarily because some parts of the Africa-Madagascar region fall outside the areas treated by the ongoing or recently completed flora projects. The most striking examples are Congo, the Central African Republic, and Chad, which are only covered by floristic listings whose accuracy and completeness are uncertain. Additional gaps also exist because the available reference collections, upon which even the most advanced floristic works must be based, are far from adequate.

As of 1972, for example, an area in Chad comprising about ten square degrees (that is, a hundred thousand km^2), and situated in a zone that is considered to be potentially rich in plant species, had practically never been collected (LEBRUN et al. 1972), and no additional field work has been reported since then. Furthermore, many areas, or even entire countries, must still be regarded as "insufficiently known", based on LÉONARD's (1968) standard of three times as many specimens as species, which is very modest indeed.

Figure 3 shows the level of floristic exploration in Africa as of 1965 (as presented by LÉONARD 1968), and Fig. 4 presents the same information 14 years later (HEPPER 1979). Both maps recognized areas that are: 1) poorly known, in which the number of specimens collected is less than the number of species thought to be present; 2) moderately well known, with the number of specimens ca. 1-3 times the number of species; and 3) well known, where the available specimen base is greater than three times the estimated number of species. The botanical specimen base clearly increased between 1965 and 1979 for certain regions of Angola, East Africa and Sudan (which went from being "moderately well known" to "well known"), and for a fairly large part of Southern Africa and the western part of the continent (from "poorly known" to "moderately well known"). However, several other regions, such as Ethiopia, Somalia, Mauritania, and Mali, appear to have regressed as a result of an initial overestimate of the number of specimens available. Madagascar was only superficially treated by LÉONARD (1968) and HEPPER (1979), and while botanical exploration there is still far from uniform, substantial progress was made between the time of LÉONARD's analysis and that of HEPPER.

These figures highlight the subjective nature of this kind of evaluation, and indicate just how slow progress was during the 14 years through 1979. Clearly a major effort has been made in many parts of the Africa-Madagascar region since then, but even more will be required in the future, especially considering that in many areas regarded as poorly or only moderately well known botanically, the native vegetation is currently undergoing rapid and accelerating levels of degradation. HEPPER (in CAMPBELL & HAMMOND 1989) indicated that an estimated 260,000 ha of forest were being lost in Nigeria each year, and that 400,000 ha were destroyed annually in Ivory Coast. For Madagascar, GREEN & SUSSMAN (1990) estimate that 111,000 ha of rain forest are cut each year in the eastern part of the country alone, as much as or more than in Amazonia.

PRANCE (1977), VINK (1981), and others have proposed an alternative method for evaluating our level of knowledge of floras, the density index. According to these authors, a given area must have more than 100 collections per 100 km^2 (or one per km^2) to be regarded as sufficiently known. Using this method, CAMPBELL & HAMMOND (1989) determined that no country in Africa reached this level as of 1981 (Table 2), and that based on estimates of the rate of collecting at that time, they indicated that it would take several decades, centuries, or even longer, depending on the case (Table 3), before the collection density would meet the criteria for being regarded as sufficiently known (Fig. 4). The figures presented by CAMPBELL & HAMMOND (1989) are, however, clearly underestimates for at least certain countries, and perhaps for all of them. For example, the density index of 9 assigned to Madagascar (Table 2) for both 1964 and 1981, corresponding to just 53,100 numbers in all for the country, obviously does not take into account the large number of collections (more than 10,000) made in the 17 intervening years. Moreover, based on a careful estimate made by the first author in 1976, nearly 200,000 numbers from Madagascar, representing a density index of

TABLE 2.—Number of herbarium specimens per tropical country/region, 1952-1981 (from CAMPBELL & HAMMOND 1989).

Country	Collection density index[a]						
	1952	1954	1956	1959	1964	1974	1981
Sierra Leone	0	0	0	0	0	41	50
Liberia	0	0	0	0	3	6	6
Ivory Coast	0	1	1	1	1	7	7
Ghana	0	10	10	21	21	42	48
Benin & Togo	0	0	0	0	0	0	5
Nigeria	2	3	3	3	4	6	14
Cameroon	0	0	1	1	1	1	10
Gabon	0	0	0	0	0	0	1
Congo Republic	0	1	1	1	3	9	9
Zaire	0	0	4	4	4	5	5
Central African Republic	0	1	1	1	1	1	1
Angola	0	0	1	1	1	4	5
Uganda	3	15	15	15	17	30	7
Kenya	14	17	17	17	28	55	64
Tanzania	0	0	0	1	1	3	5
Madagascar	2	2	2	2	9	9	9

[a] Collection density index = number of collections/100 km^2 within the borders of the tropical-forested country.

TABLE 3.—Rates of botanical inventory in tropical countries/regions (from CAMPBELL & HAMMOND 1989).

Country/Region	No. collections/ 100 km^2 in 1981	Collections/ 100 km^2/year 1974-1981	No. years required to reach level of 100 specimens/ 100 km^2 within country/region
Sierra Leone	50	1.18	43
Liberia	6	0.00	∞
Ivory Coast	7	0.00	∞
Ghana	48	0.90	58
Benin & Togo	5	0.75	126
Nigeria	14	0.49	175
Cameroon	10	1.38	65
Gabon	1	0.16	618
Congo Republic	9	0.00	∞
Zaire	5	0.00	∞
Central African Republic	1	0.00	∞
Angola	5	0.50	90
Uganda	7	-3.27	∞
Kenya	64	1.32	27
Tanzania	5	0.24	398
Madagascar	9	0.00	∞

40, were already on deposit at the time in the herbarium of the Laboratoire de Phanérogamie, Paris (P) alone.

Between 1981 and today, intensive field work has substantially increased the density index in a number of countries, including Gabon, Ethiopia, and Madagascar. We currently estimate, for example, that as of the end of 1996 approximately 55,500 collections have been made in Madagascar since 1981, increasing the density index to at least 43. If this level of effort is maintained, it will take about 51 years to reach a den-

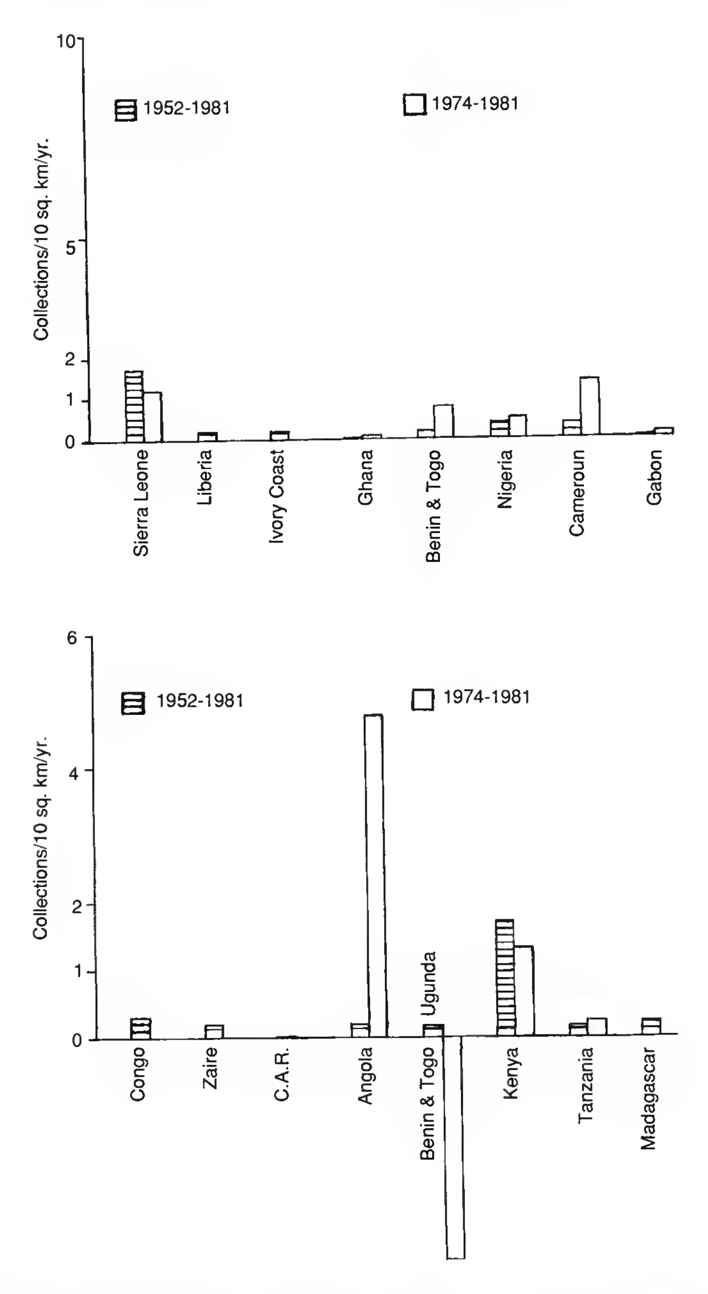


Fig 4.— Collection rate in the Africa-Madagascar region (from Campbell & Hammond 1989).

sity index of 100 corresponding to a sufficient level of floristic knowledge, contrary to what was suggested by CAMPBELL & HAMMOND (1989). It is nevertheless vividly clear that a tremendous effort is still required to generate an adequate specimen base, even for those fortunate areas where a reasonable level of field work has been conducted; in the vast majority of African countries, however, the situation is regrettably much less encouraging.

In order to fill these tremendous gaps and to round out even our basic understanding of floristic diversity in the Africa-Madagascar region, a number of serious difficulties will first have to be overcome.

1. Financial problems of varying magnitude plague all of the herbaria involved in the study of the African flora, whether in Europe, Africa, North America, or elsewhere. Field work is chronically under-funded, staff levels are far too low, and current trends suggest that the situation will become even worse in the coming years.

2. Political instability, a lack of security, and even the lingering effects of previous conflicts (e.g., the millions of anti-personnel mines still buried in several African countries) hinder field exploration, and even effect the ability of botanists to work in certain herbaria. As reported by Mats THULIN in 1993 (pers. comm.), the herbarium in Mogadishu, Somalia, was destroyed during the recent conflict in that country, and all the local botanists were in exile. The herbarium in Brazzaville, Congo, was seriously vandalized in early 1994, resulting in the loss of all documents and equipment, and all unmounted specimens, although about 80% of the mounted collections were fortunately saved.

3. The number of qualified taxonomists in professional positions that enable them to contribute to the study the flora of the Africa-Madagascar region is steadily declining. Many projects have been or will soon be suspended because of a lack of personnel. Furthermore, several large and complex taxonomic groups (e.g., Rubiaceae and Euphorbiaceae) are nearly always left untreated, or are the last to be studied in ongoing flora projects, largely because there are not enough specialists working on them. This deficiency is responsible in part for the slow progress of certain flora projects, which were begun several decades ago, but remain unfinished. In the case of the Flore de Madagascar et des Comores, for example, while some of largest families are finally being treated (e.g., Euphorbiaceae, Fabaceae), virtually all of the earlier treatments published prior to 1960 must now be regarded as badly outdated and are in need of complete revision, especially since the specimen base has grown so much in the last several decades.

As if the situation presented above were not troublesome enough, we have not even considered the status of floristic investigation for the many groups of cryptogams, about which even less is known. Nor have we touched on such critically important disciplines as pollination biology, phenology, dispersal, growth, germination, etc., which receive virtually no attention throughout huge parts of the Africa-Madagascar region.

PROSPECTS FOR THE FUTURE

Despite the fact that our knowledge of the flora of the Africa-Madagascar region is far from complete (even though an average of one species has been described per day since 1953, according to LEBRUN 1991), the available information base for the region is still more advanced than for either tropical America or Asia. For this reason, the accumulated data on vascular plants from Africa and Madagascar, which now cover about 75% of the species, are perhaps the best suited of all for developing a comprehensive project to verify, compare and standardize information using modern computer technologies. Such an effort, if properly designed and implemented in a collaborative manner to take full advantage of the available expertise, could realistically prepare a reliable, on-line computerized accounting of the vascular plants of the Africa-Madagascar region in as little as a decade.

Several projects dealing with specific parts of the region are now well under way, including the Conspectus of the Vascular Plants of Madagascar (SCHATZ et al. 1996; PONCY & LABAT 1995), which could serve as a very useful model for a larger undertaking. Similarly, the PRECIS data-

base contains much of the baseline botanical information for Southern Africa, and several additional projects have likewise started to assemble relevant data from other areas, including LEAP (List of East African Plants).

A computerized project that treats the entire African flora could serve as an important and useful precursor to a future Flora Africa, a synthetic work first proposed by LÉONARD in 1975, but which has thus far not progressed beyond the planning stage. A computerized database of African plants would also facilitate better access to a whole range of valuable floristic information, and thereby make it possible to assess more accurately how well our knowledge of the flora of the Africa-Madagascar region is progressing. An international effort, involving a broad range of institutions with complementary strengths, working together to study this important region, is critically essential, and should be regarded as a top priority for future botanical work in Africa.

Acknowledgments
This paper was expanded and updated from a talk entitled "Do we really know as much as we think about the flora of the Africa-Madagascar region?" presented at the symposium on "Floras of the world: current knowledge and future prospects", organized by N.R. MORIN and held at the XV International Botanical Congress, Yokohama, Japan, 3 September 1993. We are grateful to the following persons for valuable information from work in progress on the African flora and/or from projects for which they are responsible: L. ANDRIAMIHEFARIVO, F. BADRÉ, P. BAMPS, J. BOSSER, S. CASTROVIEJO, M. CHALOPIN, C. CUSSET, J.-J. FLORET, F. FRIEDMANN, L. GAUTIER, P. GOLDBLATT, W. GREUTER, I. HEDBERG, J.-P. LEBRUN, I. MOREIRA, R. POLHILL, G. POPE, J. RAHARIMAMPIONONA, F. RAKOTONDRAINIBE, K. SIKES, G.F. SMITH and M. THULIN.

REFERENCES

Anon. 1969.—*Distributiones Plantarum Africanarum.* Jardin Bot. Belg., Meise.

AKPAGANA K. & BOUCHET Ph. 1994.—État actuel des connaissances sur la flore et la végétation du Togo. *Acta Bot. Gallica* 141: 367-372.

AKPAGANA K. & GUELLY K.A. 1994.—Espèces d'Angiospermes nouvelles pour la Flore du Togo. *Acta Bot. Gallica* 141: 741-787.

ANDREW F.W. 1950-1969.—Flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan, 3 vol. Buncle, Arbroath.

AUDRU J., CÉSAR J. & LEBRUN J.-P. 1994.—*Les plantes vasculaires de la République du Djibouti.* Vol. 1, 2 (in 2 parts). CSIRAD-EMVT.

BAMPS P. 1994.—*Répertoire des familles de Phanérogames traitées dans les principales flores de l'Afrique tropicale*, Ed. 4. Jardin Botanique National de Belgique, Meise.

BEENTJE H.J., ADAMS B. & DAVIS S.D. 1994.—Regional overview: Africa: 101-148, in DAVIS S.D., HEYWOOD V.H. & HAMILTON A.C. (eds.), *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation.* Vol. 1, Europe, Africa, South West Asia and the Middle East. IUCN Publ. Unit, Cambridge.

BOULOS L. 1995.—*Flora of Egypt checklist.* El Hadara, Cairo.

BRENAN J.P.M. 1978.—Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 437-478.

BRUNEL J.F., HIEPKO P. & SCHOLZ H. (eds.). 1984.—*Flore analytique du Togo. Phanérogames.* Berlin & Eschborn, *Englera*: 1-751.

CAMPBELL D.G. & HAMMOND H.D. (eds.) 1989.—*Floristic inventory of tropical countries.* New York Bot. Gard., New York.

COWLING R.M., GIBBS RUSSELL G.E., HOFFMAN M.T. & HILTON-TAYLOR C. 1989.—Patterns of plant species diversity in southern Africa: 19-50, in HUNTLEY B.J. (ed.), *Biotic diversity in southern Africa: concepts and conservation.* Oxford University Press, Cape Town.

ENGLER A. & DIELS L. 1936.—*Syllabus der Pflanzenfamilien.* 7 Aufl., Berlin.

FRIEDMANN F. 1994.—*Flore des Seychelles. Dicotyledones.* Vol. 1, ORSTOM, Paris.

FRODIN D. G. 1984.—*Guide to standard floras of the world.* Cambridge University Press.

GOOD R. 1974.—*The geography of the flowering plants.* 4th ed., London.

GREEN G.M. & SUSSMAN R.W. 1990.—Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science* 248: 212-215.

GREUTER W., BURDET H.M. & LONG G. 1984.—*Med-Checklist.* Vol. 1, Cons. Jard. Bot. Genève.

GREUTER W., BURDET H.M. & LONG G. 1986.—*Med-Checklist.* Vol. 3, Cons. Jard. Bot. Genève.

GREUTER W., BURDET H.M. & LONG G. 1989.—*Med-Checklist.* Vol. 4. 458 p. Cons. Jard. Bot. Genève.

GUINEA E. 1946.—*Ensayo Geobotanico do Guinea continenta espagnola.* Part 4, Flora, Madrid.

HENDERSON A., CHURCHILL S.P. & LUTEYN J.L. 1991.—Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-22.

HEPTER 1979.—Second editioo of the map showing the extent of floristic exploration in Africa South of the Sahara published by AETFAT:157-162, in KUNKEL G. (ed.), *Taxonomic aspects of African eco-*

nomic botany. Proc. IX Plenary Meeting of AETFAT 1978.

HUMBERT H. 1955.—Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Ann. Biol.*, sér. 3, 31: 439-448.

HUMBERT H. 1959 (1960).—Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. *Mém. Inst. Sci., Madag.*, sér. B, Biol. Vég., 9: 149-187.

KEMP, H.S. 1983.—*A flora check-list for Swaziland*. Occas. Papers 2, Swaziland Natl. Trust. Comm., Lobamba.

KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT Ph. 1974.—*Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer Verlag, Vaduz.

LEBRUN J.-P. 1976.—Richesses spécifiques de la flore vasculaire de divers pays ou régions d'Afrique. *Candollea* 31: 11-15.

LEBRUN J.-P. 1987.—*Introduction à la connaissance de la Flore d'Afrique*. IEMVT, Maisons Alfort.

LEBRUN J.-P. 1997a.—*Catalogue des plantes vasculaires de Mauritanie et du Sahara Occidental*. CIRAD-EMVT, Montpellier (sous presse).

LEBRUN J.-P. 1997b.—Données nouvelles sur la flore de Djibouti. *Candollea* (sous presse).

LEBRUN J.-P., AUDRU J., GASTON A. & MOSNIER M. 1972.—*Catalogue des plantes vasculaires du Tchad méridional*. IEMVT, Maisons Alfort.

LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1977.—*Index 1935-1976 des cartes de répartition des plantes vasculaires d'Afrique*. Cons. Jard. Bot. Genève.

LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1981.—*Index 1935-1976 des cartes de répartition des plantes vasculaires d'Afrique. Complément 1935-1976*. Suppl. 1977-1981 avec addenda A-Z. Étude Bot. 8: 1-98. IEMVT, Maisons Alfort.

LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1991.—*Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. I. Cons. Jard. Bot., Genève.

LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1992.—*Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. II. Chrysobalanaceae à Apiaceae. Cons. Jard, Bot., Genève.

LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1995.—*Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. III. Monocotylédones: Limnocharitaceae à Poaceae. Cons. Jard. Bot., Genève.

LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1997.—*Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. IV. Gamopétales. Cons. Jard. Bot., Genève.

LEBRUN J.-P., TOUTAIN B., GASTON A. & BOUDET G. 1991.—*Catalogue des plantes vasculaires du Burkina Faso*. Études et Synthèses de l'IEMVT, no. 40.

LÉONARD J. 1968.—Statistiques des progrès accomplis en 13 ans dans la connaissance de la flore phanérogamique africaine et malgache (1953-1965): 297-299, in HEDBERG O. (ed.), *Conservation of vegetation in Africa South of the Sahara*. Proc. 6th Meeting AETFAT, Acta Phytogeogr, Suecica, vol. 54.

LÉONARD J. 1994.—Statistiques des spermatophytes de la Flore d'Afrique Centrale de 1940 à 1990. *Bull. Jard. Bot. Nat, Belg.* 63: 181-194.

LOWRY P. P. II, SCHATZ G.E. & PHILLIPSON P.B. 1997.—The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar: 93-123, in GOODMAN S.M. & PATTERSON B.D. (eds.), *Natural change and human impact in Madagascar*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

MAIRE R. 1952-1987.—*Flore de l'Afrique du Nord. Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara*. 16 vol., 73 fasc., Lechevalier, Paris.

MERXMÜLLER H. et al. 1966-1972.—*Prodromus einer Flora von Südwestafrika*. Bot. Mus., Berlin.

PHILLIPSON P. B. 1994.—Madagascar: 271-281, in DAVIS S.D., HEYWOOD V.H. & HAMILTON A.C. (eds.), *Centres of plant diversity. A guide and strategy for their conservation*. Vol. 1, Europe, Africa, South West Asia and the Middle East, IUCN Publ. Unit, Cambridge.

PONCY O. & LABAT J.-N. 1995.—État actuel de l'inventaire des flores tropicales. *Biosystema* 13 . 23-50.

PRANCE G. T. 1977.—Floristic inventory of the tropics: where do are stand? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 659-684.

QUÉZEL P. 1985.—Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora: 17, in GOMEZ-CAMPO C. (ed.), *Plant Conservation in the Mediterranean area*. Junk, The Hague.

SCHATZ G.E., LOWRY II P.P., LESCOT M., WOLF A.-E., ANDRIAMBOLOLONERA S., RAHARIMALALA V. & RAHARIMAMPIONONA J. 1996.—Conspectus of the vascular plants of Madagascar: a taxonomic and conservation electronic database: 10-17, in VAN DER MAESEN L.J.G. et al. (eds.), *The Biodiversity of African Plants*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Boston and London.

SMITH G.F., DAVIS G.W., DONALDSON J.S. & ROURKE J.P. 1995.—Research in the National Botanical Institute of South Africa. *S. Afr. J. Sci.* 91: 597-640.

SOUZA S. 1987.—*Flore du Bénin*. Vol. 1: Catalogue des plantes du Bénin. Vol. 2: Plantes du bord de mer et de mangrove. Mission d'aide et de coopération et Université Nationale du Bénin, Coronou.

STORK A. L. & LEBRUN J.-P. 1988.—*Index 1935-1976 des cartes de répartition des plantes vasculaires d'Afrique. Complément 1935-1981*. Suppl. 1982-1985. IEMVT, Maisons Alfort.

TAKHTAJAN A. 1986.—*Floristic Regions of the World*. University of California Press, Berkeley.

TURILL W.B. 1959.—Plant Geography: 172-229, in COLLINS & TAYLOR G. (eds.), *Vistas in Botany*, vol. 2, London.

VINK W. 1981.—Density indexes updated. *Fl. Malesiana Bull.* 34: 3567-3568.

WHITE F. 1983.—*The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation map of Africa*. UNESCO, Paris.

WHITE F. 1993.—The AETFAT chorological classifi-

cation of Africa: history, methods and applications. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 62: 255-281.
World Conservation Monitoring Centre 1982.—*Global biodiversity status of Earth's living resources.* Chapman & Hall, London.

Flora Capensis (1860-1933).—HARVEY & SONDER (eds.), London.
Flora of Egypt (1941-1969).—TÄCKHOLM V. & G., 4 vol., Cairo.
Flora of Ethiopia (1989-).—HEDBERG I. (ed.), Uppsala.
Student's Flora of Egypt 1974.—TÄCKHOLM V., ed. 2, 1 vol., Cairo.
Flora of Somalia (1993-).—THULIN M. (ed.), Royal Bot. Gard., Kew.
Flora of Southern Africa (1963-).—DYER R.A. & CODD L.E. (eds.), Departement of Agriculture, Technical Services, Pretoria; from 1979 LEISTNER O.A. (ed.), Pretoria.
Flora of West Tropical Africa (1954-1972).—HUTCHINSON J. & DALZIEL J.M. , ed. 2, 2 vol., Millbank, London.
Flore de l'Afrique du Nord (1952-1987).—Lechevalier, 16 vol., Paris.
Flore du Cameroun (1963-).—Mus. Natl. Hist. Nat., Laboratoire de Phanérogamie (ed.), Paris; since 1980, with MSIRES, Yaoundé.
Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi (1948-).—INEAC, Bruxelles; since 1975, Flore de l'Afrique Centrale, Jardin Bot. National de Belgique, Bruxelles.
Flore du Gabon (1961-).—Mus. Natl. Hist. Nat., Laboratoire de Phanérogamie (ed.), Paris.
Flore des Mascareignes (1976-).—MSIRI, ORSTOM & Kew, Port Louis and Paris.

Manuscript received 9 September 1996;
revised version accepted 17 February 1997.

Les divers modes de ramification de *Potamogeton pectinatus* L. (Potamogetonaceae) dans le Léman

Roland KELLER
Institut de Botanique Systématique et de Géobotanique,
Bâtiment de Biologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse.
roland.keller@ibsg.unil.ch

RÉSUMÉ

Après quelques rappels sur les études consacrées à la biologie et à la morphologie de *Potamogeton pectinatus* L., l'aspect dynamique du développement de cette espèce est expliqué et illustré. L'accent est mis sur la description de l'organisation végétative, le point le plus remarquable étant la diversité des modes de ramification. Une comparaison avec d'autres plantes Monocotylédones ou aquatiques est donnée afin de proposer un modèle architectural. Quelques particularités de l'espèce sont discutées, elles concernent le comportement stéréotypé de l'organisme vivant en eau calme. Mais ce comportement diffère de celui d'une forme vivant en eau courante.

MOTS CLÉS
Potamogeton, ramification, architecture, Léman.

ABSTRACT

After a brief review on the morphological and biological studies of the pondweed *Potamogeton pectinatus* L., the dynamic aspect of the development of this species is explained and illustrated. The description of the vegetative organization of *Potamogeton pectinatus* L. is emphasized, the most impressive point being the diversity in the modes of ramification. A comparison with other monocotyledonous or aquatic plants is given in order to propose an architectural model. Some peculiarities of the species are discussed, in particular the stereotyped behaviour of the organism living in still waters. But the behaviour of a form living in running water was of another kind.

KEY WORDS
Potamogeton, branching, architecture, Lake of Geneva.

INTRODUCTION

Les Potamots (*Potamogeton* L.) comprennent une centaine d'espèces qui constituent entièrement la famille des Potamogetonaceae (WILLIS 1973 ; MABBERLEY 1993). Le genre *Ruppia* L. est placé par certains auteurs dans la famille des Potamogetonaceae (DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985) et pour d'autres constituent une famille à part, les Ruppiaceae (HUTCHINSON 1973 ; WILLIS 1973 ; CRONQUIST 1981 ; MABBERLEY 1993). D'autre part ces derniers auteurs conservent le genre monotypique à feuilles opposées *Groenlandia* dans *Potamogeton* (*P. densus*).

Les Potamots présentent dans leur ensemble un plan d'organisation très homogène. Ce sont tous des plantes aquatiques d'eau douce ou légèrement salée ; le genre est à distribution cosmopolite. *P. pectinatus* est une espèce à très grande amplitude écologique ; on la trouve dans des eaux douces ou saumâtres, stagnantes ou courantes, distrophes ou eutrophes et depuis les latitudes équatoriales jusqu'aux régions subarctiques (WIJK 1988).

Chez les Angiospermes aquatiques, les Potamots figurent parmi celles qui sont le mieux adaptées à vivre à de grandes profondeurs. Dans le Léman, ils forment la ceinture de végétation la plus éloignée des rives en s'installant sur des fonds de 2-10 m environ (LACHAVANNE & WATTENHOFER 1975). A l'aide de leur système de ramification souterrain les clones colonisent les fonds lacustres en formant de petits groupements : les herbiers ou « forêts » de Potamots.

Les données plus ou moins anciennes publiées à propos des Potamots proviennent du traitement systématique de HAGSTROEM (1916), de flores régionales (FRYER & BENNETT 1915 ; FERNALD 1932 ; HESS, LANDOLT & HIRZEL 1976 ; HAYNES 1986 ; etc.) et d'études consacrées plus spécifiquement à la morphologie ou à l'anatomie (IRMISCH 1858 ; SAUVAGEAU 1893-1894 ; HEGELMAIER 1870 ; HAGSTROEM 1916 ; SINGH 1965 ; POSLUZNY & SATTLER 1974 ; etc.) ou encore à leur écologie (GRAEBNER 1906).

Les données concernant les premières étapes du développement à partir de la germination sont rares ; il existe cependant des descriptions de plantules non encore ramifiées issues de la germination (GRAEBNER 1906 ; MUENSCHER 1936). Th. IRMISCH a été le premier auteur à avoir bien décrit et illustré le développement végétatif des Potamots quoique ses observations concernent plutôt les tiges souterraines et les cormes, ces courtes tiges tubérisées assurant la perennité de nombreuses espèces pendant la saison froide.

Depuis quelques années les Potamots, et surtout *P. pectinatus*, ont suscité un regain d'intérêt en faisant l'objet d'études axées principalement sur leur écologie : stratégies de reproduction (WIJK 1988, 1989), influence de la lumière ou de la température (MADSEN & ADAMS 1989 ; DIJK & VIERSSEN 1991), tolérance à la salinité (WIJK, GOOR & VERKLEY 1988), influence des vagues ou du substrat (KAUTSKY 1987 ; IDESTAM-ALMQUIST & KAUTSKY 1995), tubérisation (DIJK & VIERSSEN 1991) et cycles biologiques (KAUTSKY 1987 ; WIJK 1988 ; WIEGLEB & BRUX 1991).

À l'instar des autres espèces du sous-genre *Coleogeton* (Reichenb.) Raunkiaer la pollinisation de *P. pectinatus* est hydrophile (MUENSCHER 1936) et l'espèce est à reproduction principalement clonale, le succès de la plante ne dépendant que très peu de la germination de ses akènes mais étant redevable de l'abondante production de cormes (WIJK 1989). La tubérisation est induite par les jours longs (DIJK & VIERSSEN 1991) et, jusqu'à un certain point, plus les conditions de la croissance des tiges flottantes s'éloignent de l'optimum, plus forte est la tubérisation (KAUTSKY 1987 ; DIJK & VIERSSEN 1991). Cette propriété de la physiologie de *P. pectinatus* montre sa souplesse d'adaptation qui en fait, selon KAUTSKY (1988), non seulement une plante compétitive mais une plante accumulant de la biomasse en cas de stress. Les cormes souterrains sont de poids spécifique inférieur à celui de l'eau (GRAEBNER 1906) : ils peuvent donc flotter et contribuer à la migration du clone.

On s'attachera ici à approfondir les connaissances de nature organismique sur la croissance et le développement végétatif de *Potamogeton pectinatus* L. L'étude de cette espèce procédera selon la méthode de l'analyse architecturale (HALLÉ & OLDEMAN 1970) qui repose sur la description intégrée de la croissance et du développement des diverses catégories d'axes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Potamogeton pectinatus est une espèce vivant sur des fonds situés entre 1,2 et 5 m dans la région étudiée, soit de l'embouchure du Rhône dans le Léman à son cours dans la ville de Genève. C'est une espèce extrêmement fréquente sur substrats sablonneux et limoneux plus ou moins organiques. Les clones se récoltent facilement car leurs tiges souterraines sont enfouies peu profondément.

Une grande partie des observations d'où sont tirées les illustrations ont été effectuées de début août à mi-septembre 1988 en récoltant des plantes vivant sur des fonds situés à une centaine de mètres à l'est du port de Vidy (ouest de la commune de Lausanne). Par la suite, de 1993 à 1996, d'autres observations de *P. pectinatus* ont été effectuées, notamment sur des plantules issues de cormes (été 1996) et sur la floraison et les nombres d'entre-nœuds des tiges dressées principales. Une forme de morphologie et de physionomie différentes, poussant dans le Rhône à Genève, a été observée et découverte en août 1996.

Quelques observations de *Potamogeton perfoliatus*, une espèce à feuilles larges, vivant par 3-6 m de fond, ont encore été effectuées afin de mettre en évidence certaines particularités de *P. pectinatus*.

La récolte des systèmes d'axes ramifiés de ces Potamots s'est réalisée en plongeant et en s'aidant d'une barre métallique pour dégager du substrat les tiges souterraines.

RÉSULTATS

LES FEUILLES

Les Potamots possèdent deux types de feuilles, assimilatrices ou non. Les feuilles assimilatrices sont bien développées, les feuilles non chlorophyliennes sont réduites à des cataphylles.

La feuille assimilatrice de *P. pectinatus* est formée d'une gaine basale se prolongeant par une lame linéaire possédant le plus souvent trois nervures longitudinales (HAGSTROEM 1916 ; WIJK 1988). Une ligule engainante hyaline surmonte la gaine foliaire (Fig. 1A,C) elle entoure le bourgeon apical (GOEBEL 1932 : 1648). Les dimensions des feuilles restent sensiblement constantes, quel que soit l'ordre de l'axe qui les porte (Fig. 4). *P. perfoliatus* est une espèce à feuilles larges, plus ou moins embrassantes, qui n'engainent pas la tige (Fig. 1D).

La jeune feuille a une préfoliaison involutée (Fig. 1A), selon la terminologie de DAHLGREN & CLIFFORD (1982), caractère peu fréquent chez les Monocotylédones (existant aussi chez les Commelinaceae, DELANOË & KELLER 1987). Ce mode particulier d'enroulement existerait chez de nombreuses espèces, sinon toutes, de Potamogetonaceae à en juger par les illustrations de la monographie de FRYER & BENNETT (1915) et nos observations de quelques autres espèces.

Les cataphylles sont localisées à la base des rameaux latéraux (souterrains ou flottants). Les préfeuilles sont toujours des cataphylles. Le long d'un rameau latéral, la préfeuille est suivie par une cataphylle (Fig. 1B) qui se développe avant la première feuille.

Les préfeuilles sont, à l'instar de celles des autres Monocotylédones, adossées à l'axe porteur (TROLL 1937). Ces préfeuilles sont hyalines et insérées très près de la base du rameau latéral. Elles ne s'observent que sur de jeunes tiges car elles disparaissent assez tôt.

LA PLANTULE ISSUE DE L'ENTRÉE EN VÉGÉTATION DU CORME

Au mois de mai les cormes ayant hiverné dans le fond lacustre entrent en végétation. La plantule présente une morphologie et une organisation de ses axes à peu près constante, le caractère le plus variable étant le nombre de racines (de 2 à 6) formées sur le premier nœud visible formé (Fig. 1B), caractère positivement corrélé avec la vigueur de la plantule.

L'axe du corme produit deux entre-nœuds longs (de 10 à 20 mm env.) qui suivent quelques d'entre-nœuds courts (dont le nombre n'est pas encore exactement connu), puis la plantule se ramifie de manière quasi constante en une sorte d'étoile à cinq branches (Fig. 1B). Cette « étoile » comporte trois étages de racines, chaque étage appartenant à un entre-nœuds différent. Il n'y a pas de feuilles axillantes, ce qui complique l'interprétation de la structure et fait envisager deux hypothèses alternatives « monopodiale » et « sympodiale » (voir Discussion). Les préfeuilles sont par contre visibles bien qu'elles se décomposent rapidement ; il faut les observer avant la mi-juillet.

Dans le cas de l'hypothèse monopodiale, l'axe plagiotrope A_2 est porté par un entre-nœud court (ec) de l'axe A (ou A_1), cela nous donne le

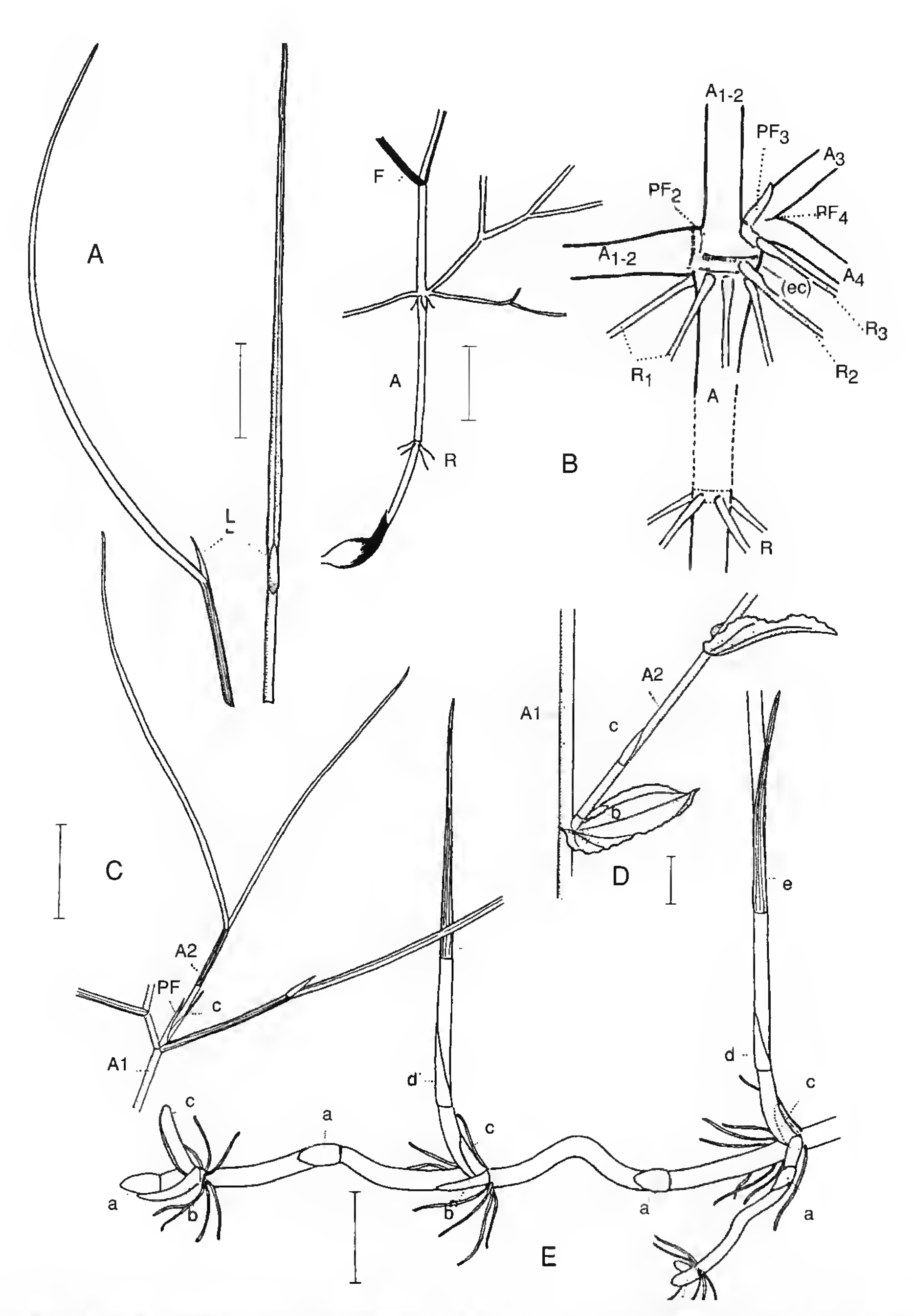


Fig. 1. — ***Potamogeton pectinatus*** (sauf D : ***P. perfoliatus***) : **A**, feuille et sa ligule (L) ; **B**, plantule issue d'un corme. Vue d'ensemble : axe (A) issu du corme portant 4 racines (R) sur le premier nœud visible, F est la première feuille chlorophyllienne formée. Détail : axe dressé principal (A_1 ou A_2 selon l'hypothèse, voir texte), axe plagiotrope principal (A_2 ou A_1 selon l'hypothèse), axe latéral dressé (A_3), axe latéral plagiotrope (A_4) , racines du premier étage (R1), racines du deuxième étage (R2), racine du troisième étage (R3), ec = entre-nœud court portant A_3 (hypothèse monopodiale) ; PF_3 = préfeuille de A_3 ; on trouve ici 6 racines R1, 2 racines R2 et 2 racines R3 (la série 6-4-2 étant aussi fréquemment observée) ; **C**, un axe d'ordre 2 (A2) avec préfeuille (PF) et cataphylle (C) ; **D**, *P. perfoliatus*, un axe d'ordre 2 avec un bourgeon (b) et une cataphylle (c) ; la préfeuille a déjà disparu et la cataphylle axillant le bourgeon n'est pas représentée ; **E**, tige souterraine sympodiale ; un article porte successivement les cataphylles « a, b, c, d, e » ; la cataphylle « a » est la préfeuille adossée, « b » axile le relais et « c » axile un autre relais (Reservespross). Échelles : 1 cm.

premier mode de ramification (voir Fig. 6E). Le prolongement A_1 de A porte le rameau latéral A_3 qui se ramifie pour donner A_4 ; il y a trois préfeuilles adossées PF_2, PF_3 et PF_4 correspondant aux axes A_2, A_3 et A_4.

Dans le cas de l'hypothèse sympodiale, c'est A qui devient brusquement plagiotrope (A_1) et porte le rameau latéral dressé A_2 en donnant un alternatif premier mode de ramification (voir Fig. 6F). La situation pour les préfeuilles et pour A_3 et A_4 ne change pas avec l'hypothèse sympodiale.

Les descriptions de *P. pectinatus* par les anciens auteurs (IRMISH, HAGSTROEM, FRYER & BENNETT) ne montrent pas ces détails de l'organisation de la plantule et aucune étude sur ce point particulier de morphologie n'a été portée à notre connaissance.

LE MODULE ÉLÉMENTAIRE DE LA PLANTE EN PLEINE CROISSANCE

Le développement de *P. pectinatus* pendant les mois de juin à août s'effectue selon un mécanisme sympodial aboutissant à la juxtaposition de modules élémentaires identiques les uns aux autres du point de vue structurel, ces modules peuvent être considérés comme des « articles » au sens de PREVOST (1967).

Le module élémentaire est d'abord souterrain et plagiotrope, il produit un premier entre-nœud (de 1 à quelques mm de long), une cataphylle engainante « a », un long entre-nœud portant distalement une cataphylle engainante « b » et des racines adventives, un 3[e] entre-nœud très court portant la cataphylle « c » puis un 4[e] entre-nœud (portant la cataphylle « d ») qui se redresse pour se prolonger par la partie dressée du potamot (Fig. 1E). Par la suite l'axe dressé produira uniquement des feuilles jusqu'à la floraison, qui est terminale. C'est d'ailleurs ce qu'avait déjà observé IRMISH voici un siècle et demi !

La ramification du module se déroule aussi de manière très précise : la cataphylle portée distalement par le 1[er] entre-nœud n'axile pas de bourgeon, la cataphylle portée par le 2[e] entre-nœud axile le module élémentaire suivant (deuxième mode de ramification et Fig. 1E, 4) et la cataphylle portée par le 3[e] entre-nœud axile un bourgeon (« Reservespross » d'IRMISCH) qui reproduira une autre séquence d'articles souterrains (troisième mode de ramification et Fig. 1E, 4, 5C) en tous points équivalents aux articles de la génération précédente à ceci près qu'ils sont moins vigoureux et fleuriront plus rarement que les premiers.

La croissance des tiges souterraines se poursuit, article après article, jusqu'à la formation des cormes qui apparaissent dès la mi-juin.

Les racines, au nombre de 10-14 par nœud (pointant vers l'apex des articles) n'apparaissent que sur les 2[es] nœuds de chaque article (Fig. 1E).

On remarque que le deuxième entre-nœud a une phase d'élongation qui dure plus longtemps que celle du premier mais au début de leur formation, ces deux entre-nœuds ont une longueur semblable (Fig. 1E).

Les extrémités des tiges souterraines présentent des ondulations le long de leurs deux ou trois derniers articles (Fig. 1E, 4). Ces ondulations disparaissent quand l'article vieillit, vraisemblablement quand les entre-nœuds ont terminé leur croissance. Tout se passe comme si l'avance de l'apex du dernier article, freinée par le substrat, n'arrivait pas à précéder assez vite l'élongation des entre-nœuds.

L'ARCHITECTURE DE L'ENSEMBLE ANNUEL

Une partie de l'analyse architecturale a déjà été réalisée lors de la description du caractère sympodial des parties souterraines, poursuivons maintenant cette analyse en examinant la partie apicale d'un clone tout en suivant le cheminement des axes (Fig. 2A,B).

Depuis le sommet S de la plante on observe que les feuilles se suivent de manière alterne-distique et que les entre-nœuds qui les séparent augmentent progressivement de taille. Sur la figure 2C le rameau axillé par la feuille engainante « d » a été dégagé de la gaine pour mettre en évidence la cataphylle « ca. » mais la préfeuille adossée à l'axe A_1 n'y est pas représentée.

La ramification d'un axe dressé (quatrième mode de ramification) peut s'observer dès que celui-ci a produit 3 ou 4 feuilles visibles (feuilles dont les gaines renferment d'autres feuilles plus jeunes). Les tiges dressées de *P. pectinatus* sont



Fig. 2. — ***Potamogeton pectinatus*** (A1, A2, A3, A4 = axes d'ordre 1, 2, 3, 4) : **A**, extrêmité (S) d'une tige dressée ; a, b, ... h : les feuilles de cette tige ; les gaines foliaires sont représentées en noir et les lames foliaires en blanc ; **B**, le même individu dépouillé de la plupart de ses feuilles, ch1 et ch2 sont les deux chemins possibles (voir texte) ; **C**, apparition d'un axe d'ordre 2 ; « ca. » est la cataphylle suivant la préfeuille ; **D**, apparition d'un axe d'ordre 3 ; F est la première feuille assimilatrice de A2 ; « c » est la cataphylle de A2 suivant la préfeuille (PF) dessinée en pointillé ; **E**, ramification en éventail ; apparition d'un axe d'ordre 4 ; PF_{A2} est la préfeuille de A2, C_{A2} est la cataphylle qui suit ; PF_{A3} est la préfeuille de A3 et C_{A3} la cataphylle qui suit. Échelles 1 cm.

donc à ramification continue contrairement à celles de *P. perfoliatus* chez qui de longues séries de nœuds ne développent point de rameaux latéraux.

On constate aussi (Fig. 1C, 2D) que la première feuille assimilatrice F du rameau latéral A2 est orientée du même côté de l'axe que « g », qui est une feuille de la tige principale A1. Il est important de faire cette remarque car c'est à cause de ces orientations identiques que cette espèce est un peu difficile à analyser au premier coup d'oeil. En effet, sur un individu abondamment ramifié on a quelque peine à suivre un monopode : depuis un nœud, deux chemins ch_1 et ch_2 semblent possibles (Fig. 2B) et en observant plus attentivement, on remarque que le monopode suit le chemin où l'on peut compter le plus grand nombre d'entre-nœuds (ou de feuilles), soit ch_1.

Sur la figure 2D on observe que A2 (axillé par la feuille « h ») a produit un rameau latéral A3 à partir de l'aisselle de sa cataphylle « c » (cinquième mode de ramification). La partie dressée est donc un système ramifié monopodial puisque les tiges en produisent latéralement d'autres de dimensions légèrement plus faibles et que toutes ces tiges se prolongent par un même méristème apical. On assignera l'ordre 1 à l'axe A1, l'ordre 2 à l'axe A2, l'ordre 3 à l'axe A3, etc.

Comme nous l'avons vu, la cataphylle insérée entre la préfeuille et la première feuille d'un axe d'ordre 2 ou 3 axile le premier rameau latéral formé par cet axe. La préfeuille étant adossée, ce premier rameau se trouve de l'autre côté de l'axe qui le porte par rapport à la tige principale. Ce fait morphologique donne une ramification en éventail car A3 forme un angle plus grand avec l'axe principal que A2 et A4 un angle encore plus grand que A3 (Fig. 2D,E). Cet éventail s'étend en outre du côté de l'axe où il y a le plus de place, soit du côté abaxial de A2. Remarquons que la place ne serait pas aussi bien utilisée si c'était les préfeuilles (adossées) qui axillaient les rameaux.

Sur un individu de clone connaissant de bonnes conditions de croissance, les axes d'ordre 2, 3 et 4 apparaissent respectivement dès les 3-4e, 7-8e et 10-11e feuilles visibles sur l'axe principal. Les axes d'ordre 2 ont un développement plus lent (ou se terminant plus tôt) que celui des axes principaux car ils ne vont pas en augmentant de longueur vers la base de la plante (Fig. 5A,B). Les axes d'ordre 4 ne possèdent que 2-4 feuilles visibles en plus de leur préfeuille. Nous n'avons jamais observé de 5e ordre.

Mais pendant que le système dressé se ramifie, le système souterrain en fait autant en produisant des séquences supplémentaires de modules axillés par les cataphylles « c ». IRMISCH parle de « Generation » pour une suite de ces séquences. C'est un fait marquant que tous les axes d'une même génération sont dirigés du même côté[1] de la tige principale (Fig. 4, 5C) en formant un angle droit avec celle-ci (cas très rare chez les plantes rhizomateuses, Adrian BELL, comm. pers.). Il existe souvent encore une troisième génération (Fig. 4, 5C) mais nous n'en avons pas observé de quatrième.

La suite des générations successives des tiges souterraines adopte donc un mouvement tournant (Fig. 5C) qui, s'il se perpétuait indéfiniment, décrirait une spirale.

LE PASSAGE AU STADE INFLORESCENTIEL ET LA FORMATION DES RELAIS SYMPODIAUX

L'axe d'ordre 1 produit continuellement des feuilles jusqu'à la floraison qui est terminale (Fig. 5D). Nous n'avons pas observé de floraison sur les axes d'ordre 2, sauf si la tige principale a été sectionnée, ni sur les axes d'ordre 3. Tous les *Potamogeton* ont d'ailleurs une floraison terminale (DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985).

Quand la plante vit en eau calme elle produit en général une paire de feuilles subopposées juste avant l'inflorescence. Le relais naît de l'aisselle de la feuille inférieure de cette paire (sixième mode de ramification), (Fig. 5D). Il ne se développe en principe qu'un seul relais à la fois, portant un

[1] Ces dispositions unilatérales d'axes d'une même génération sont à mettre en relation avec les propriétés d'antidromie/homodromie des processus de ramifications. A ce sujet IRMISCH note que le sens d'enroulement des cataphylles de *Potamogeton natans* est toujours le même à quelques exceptions près, exceptions dont il ne spécifie pas la nature. Le sens de la déviation d'un axe par rapport à l'axe dont il est issu est probablement en relation avec le sens de l'enroulement de la cataphylle qui l'axile. Les axes latéraux seraient donc tous orientés du même côté de l'axe porteur parce que le sens d'enroulement des cataphylles y serait constant.

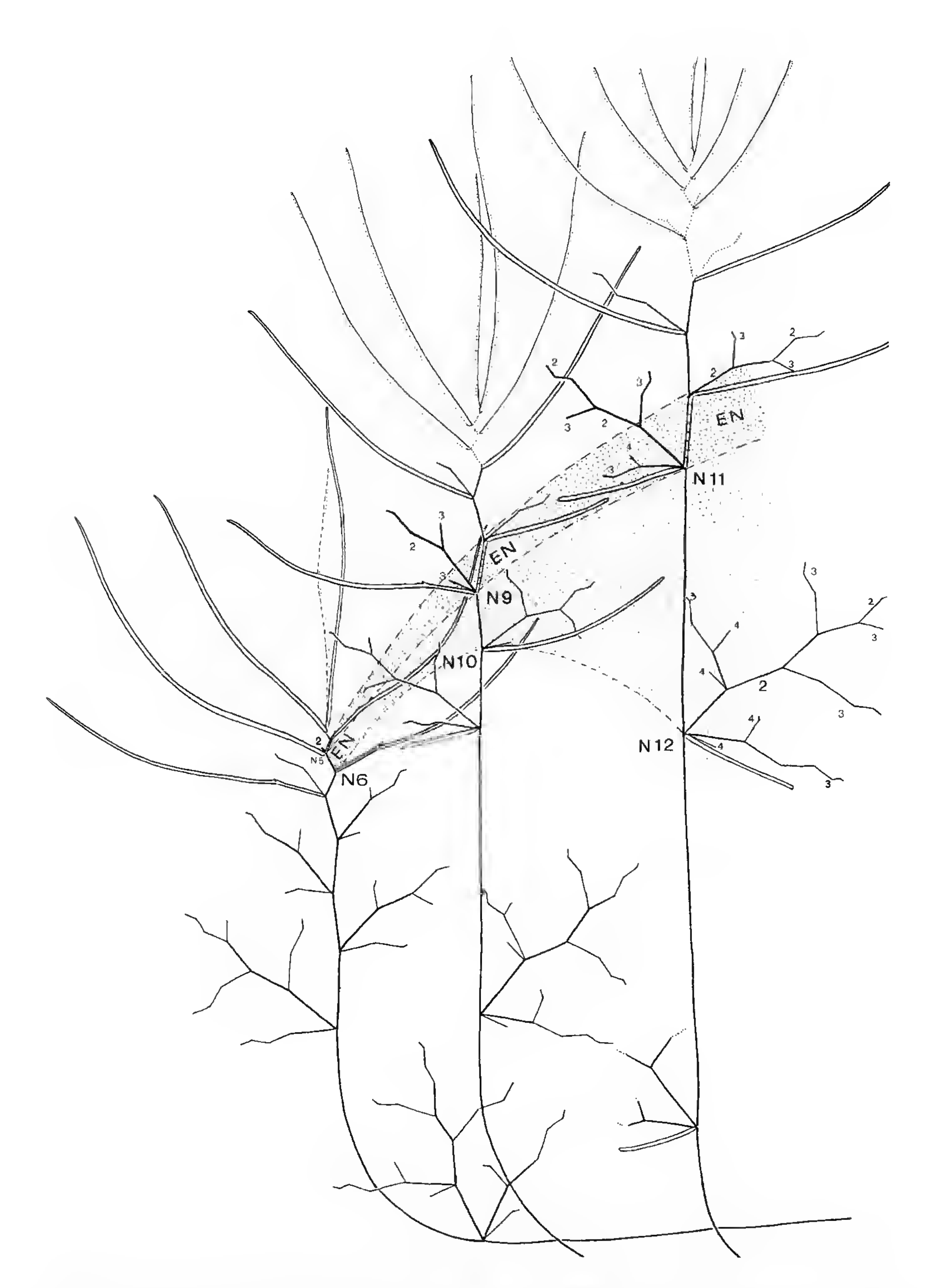


Fig. 3. — ***Potamogeton pectinatus*** : Extrémité du système flottant à trois stades différents séparés par 4 puis 2 feuilles supplémentaires produites par le méristème apical de A1. Seuls sont représentés les axes et quelques feuilles distales sur A1 ; en pointillé : les feuilles nouvellement formées. Les deux secteurs en pointillé montrent l'élongation de deux entre-nœuds (EN) successifs. 1 = axe d'ordre 1, 2 = axe d'ordre 2, etc. N9, ..., N12 sont les 9[e], ..., 12[e] nœuds (dégagés des gaines foliaires) depuis le sommet de la tige.

petit nombre de feuilles, rarement les deux aisselles sont florifères et dans ce cas un des relais domine l'autre. *P. pectinatus* produit en général une seule inflorescence, parfois suivie d'un autre relais sympodial (Fig. 5D) portant aussi une paire de feuilles subopposées et une inflorescence.

Les Potamots du sous-genre *Eupotamogeton* Raunkiaer sont anémophiles et l'inflorescence doit atteindre la surface du plan d'eau pour que la pollinisation ait lieu mais *P. pectinatus* appartient au sous-genre *Coleogeton* qui est à pollinisation hydrophile (FERNALD 1932 ; MUENSCHER 1936) de sorte que cette espèce pourrait produire des graines viables sous l'eau.

Chez *P. pectinatus* et *P. perfoliatus*, l'initiation a lieu bien en dessous de la surface de sorte que le premier épi de fleurs se développe à quelques dizaines de cm de profondeur.

Si les inflorescences des premiers relais sont encore immergées, ce qui est la règle chez *P. perfoliatus*, une des inflorescences finira souvent par atteindre la surface. Quant à la floraison de *P. pectinatus*, elle se produit, le long des rives observées de 1993 à 1996, presque toujours sous l'eau, habituellement à quelques dizaines de cm de la surface, voire jusqu'à 3 m en dessous !

Lorsque l'on compte le nombre d'entre-nœuds d'une tige dressée entre la cataphylle « c » et la feuille inférieure de la paire de feuilles subopposées qui se trouve à la base du pédoncule de l'inflorescence, on trouve :

— une moyenne de 19,3 entre-nœuds (écart-type = 2,5) sur 15 individus ayant produit une inflorescence ;

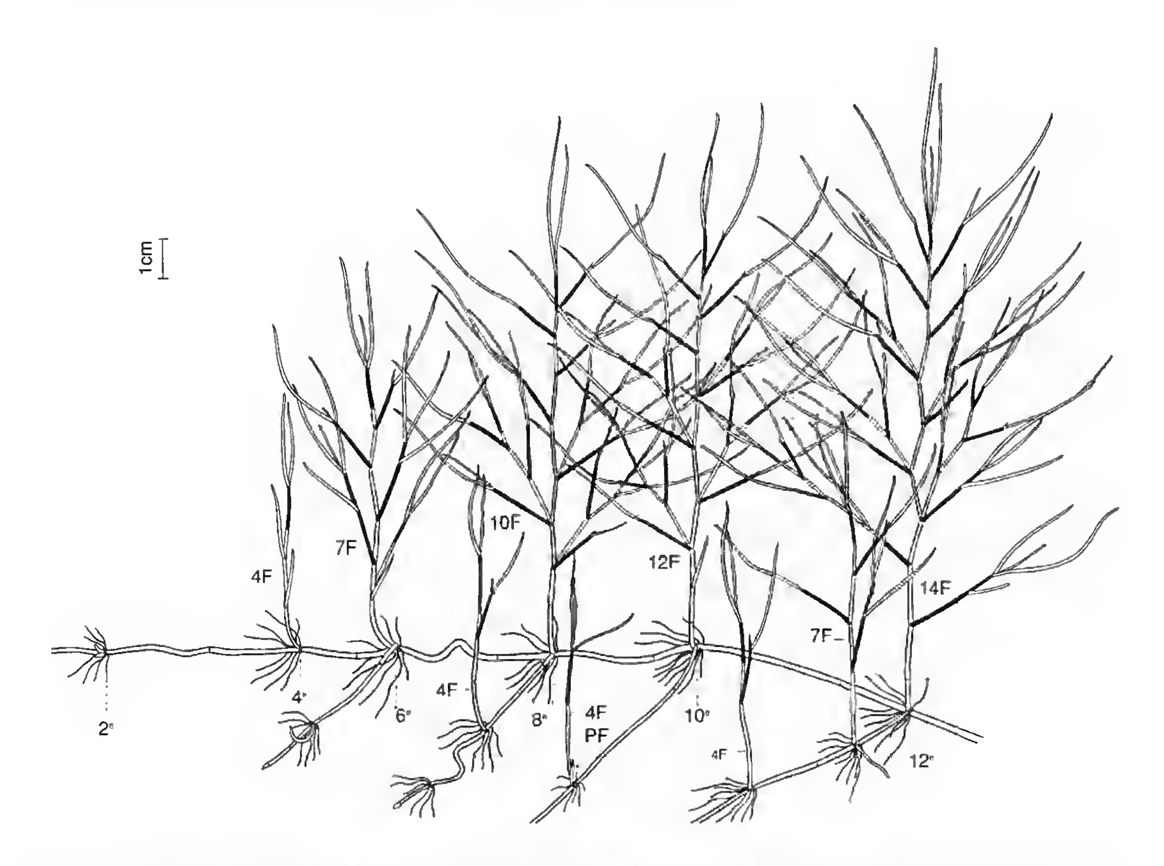


Fig. 4. — ***Potamogeton pectinatus***, jeune clone : En gros chiffres, les nombres de feuilles des axes principaux ; en petits chiffres : les nombres de feuilles sur les axes principaux des relais de seconde génération ; 2e, 4e, 6e, etc. désignent l'ordre des nœuds comptés sur le sympode plagiotrope principal. PF : une préfeuille. Sur le relais de deuxième génération situé tout à droite est apparu un relais de troisième génération. Pour améliorer le contraste, les gaines foliaires sont représentées en noir et les lames foliaires en blanc.

— une moyenne de 18,5 entre-nœuds (écart-type = 2,6), si l'on tient compte des tiges avec ou sans inflorescences mais qui sont tout de même arrivées jusqu'au stade « feuilles subopposées » (25 individus).

Ces résultats concernent des sites d'observations étalés du Petit Lac (vers Genève) au Haut Lac (vers l'embouchure du Rhône) et des profondeurs variables, de 1 m 20 à 4 m 50, pendant les étés 1995-1996. Il faut noter encore que la plupart des tiges ne fleurissent pas ou alors s'arrêtenr prariquement de croître en hauteur après la formation de la paire de feuilles subopposées.

Une forme, vivant dans le cours du Rhône à Genève, présenre un comportement arypique quant au nombre des entre-nœuds produits par la rige principale : ce ne sont pas moins de 40 de ceux-ci qui sont formés sans que n'apparaisse la paire de feuilles subopposées (CHOLLET 1996). D'autre part la morphologie et la physionomie de la plante est assez différente : ses tiges sont plus longues et non ramifiées à la base. La forme vivanr en eau calme peur aussi parfois produire un nombre d'entre-nœuds significativement plus élevé (25-27), mais alors on ne voit pas de paires de feuilles subopposées (par exemple quand la colonie s'installe par 5 m de fond, là où les tiges n'ont aucune chance d'atteindre la surface).

LE PASSAGE À LA PHASE DE REPOS (PRODUCTION DES CORMES)

Dès le mois de juillet on observe la formation de cormes ; cette production continue jusqu'à fin août environ. À la fin de l'été les cormes se retrouvent isolés les uns des autres (ou par petits groupes isolés) car les tiges souterraines se décomposent.

Les cormes des Potamots sont de courtes tiges tubérisées ; chez *P. pectinatus* ces cormes sont isolés ou par groupes de deux ou trois (Fig. 5E) correspondant à autant d'articles tubérisés le long du sympode. L'axe du corme esr entouré par des cataphylles ; la cataphylle « a » est une préfeuille et la cataphylle « b » axile l'axe du corme-relais (Fig. 5E) ; ce sont surtout les troisième et quatrième entre-nœuds du corme qui s'épaississent (SAUVAGEAU 1893 : 171 ; GRAEBNER 1906 : 488) ; ils portent donc disralement, selon ces auteurs, les cataphylles « c » et « d ». D'autres entre-nœuds courts, non tubérisés, peuvent encore suivre, et ce fait a son importance dans la l'acceptation d'une des deux hyporhèses : « monopodiale » ou « sympodiale » (voir Discussion).

DEUX PARTICULARITÉS DU DÉVELOPPEMENT : UNE RAMIFICATION SYLLEPTIQUE GÉNÉRALISÉE ET UNE CROISSANCE INTERCALAIRE TRÈS MARQUÉE

Le développement de *P. pectinatus* se réalise selon un processus de ramification entièrement sylleptique (si la plante n'est pas traumatisée) puisque tous les axes, ceux du système souterrain comme ceux du système flottant, se développenr simultanément, chacun avec sa cadence propre de production d'entre-nœuds :

— Dans le système flottant, la ramificarion suit de très près la formation du dernier entre-nœud car on aperçoit le rameau latéral dès que la 3-4e feuille est produite (il suffit d'écarrer les gaines des dernières feuilles pour s'en rendre compte). La ramification y est donc sylleptique.

— Dans le système souterrain, la ramification fournissant un nouvel article à partir de l'aisselle de la cataphylle « b » est sylleptique car elle se produit presque en même temps que la formation de l'entre-nœud b-c (Fig. 1E). La séquence de ces articles appartient à une même génération.

— Dans le sysrème souterrain, la ramification fournissant un nouvel article à partir de l'aisselle de la cataphylle « c » se produit avec un certain retard sur la croissance de l'article. Cette ramification se réalise dès que la feuille « c » est bien formée (Fig. 1E), c'est-à-dire peu après que la croissance soit devenue orthotrope. On constate donc encore un mode de ramification sylleptique car celle-ci a lieu sur un article qui n'a connu qu'une brève période de ralentissement de croissance (de l'ordre de 24 heures, lors du redressement de l'article).

La croissance intercalaire s'observe très souvent chez les Monocotylédones et le chaume des Gramineae en fournit un exemple très démonstratif, cette croissance provient de l'activité de méristèmes internodaux (FISHER & FRENCH 1978). Ce phénomène arteint une grande ampleur chez les riges dressées des Potamots.

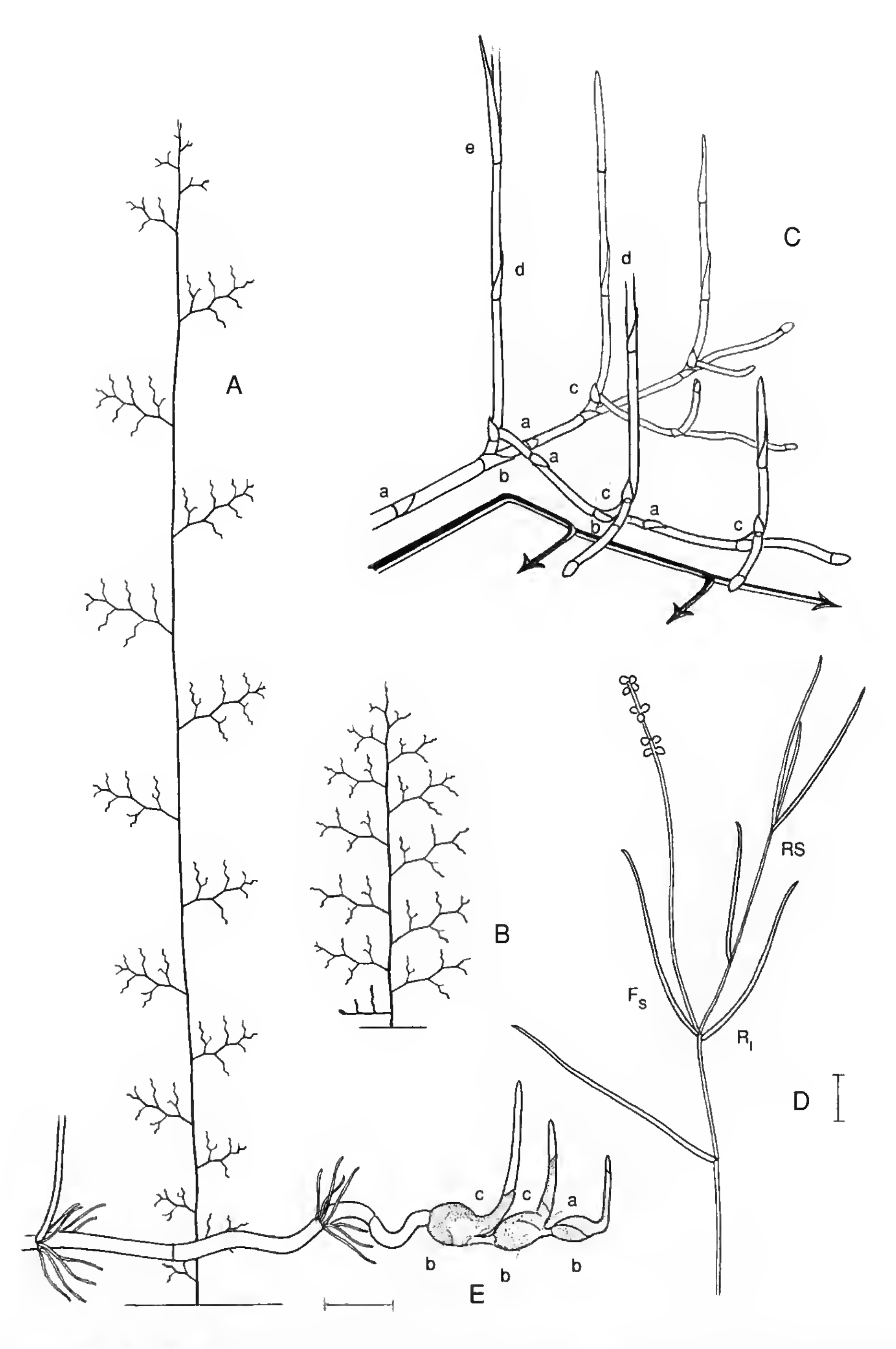


Fig. 5. — ***Potamogeton pectinatus*** : **A**, individu ayant poussé sous de bonnes conditions : les entre-nœuds de la tige sont longs ; **B**, individu ayant poussé en eau peu ou très profonde : les entre-nœuds de la tige sont courts ; **C**, orientation des générations successives d'axes souterrains ; a, b et c, les cataphylles d'un article. Le système de générations successives de tiges souterraines explore le substrat suivant un mouvement tournant ; **D**, inflorescence terminale et la dernière paire de feuilles subopposées ; F_I est la feuille inférieure de la paire, F_S est la feuille supérieure, RS est le relais sympodial ; **E**, une série de trois cormes ; les entre-nœuds b-c et c-d sont tubérisés ; la cataphylle « a », qui n'est pas visible, est la préfeuille du sympode. Échelles : 1 cm.

Plastochrone, ramification et croissance intercalaire sont étroitement liés chez *P. pectinatus* ; le résultat de l'intégration de ces processus est illustré par la figure 3 qui représente trois tiges (différentes mais prises sur le même clone) où les longueurs d'entre-nœuds figurent à la même échelle. Seules les feuilles du sommet des tiges ont étés représentées pour ne pas charger l'illustration. Les ordres des axes latéraux sont indiqués par les nombres 2, 3 et 4. Les nœuds dégagés sont numérotés depuis l'apex : N5 = 5^e^ nœud, N6 = 6^e^ nœud, etc. On remarque que c'est entre les 9e et 10e nœuds que la croissance intercalaire de l'entre-nœud s'installe brusquement car l'élongation de l'entre-nœud supérieur est nettement plus faible. Ces valeurs ne sont certainement pas fixes et varient d'un individu à l'autre selon le génotype et les conditions du milieu mais elles montrent les potentialités d'élongation de ce Potamot. Comme la croissance intercalaire concerne plusieurs entre-nœuds successifs (Fig. 3), cela augmente considérablement la potentialité d'élongation de la tige entière.

Selon les conditions du milieu, la croissance intercalaire peut s'installer brusquement et les entre-nœuds des tiges principales peuvent atteindre plus de 10 cm de long (Fig. 5A) de sorte que la tige se comporte un peu comme un stolon vertical. En milieu peu favorable la plante adopte un port plus ramassé (Fig. 5B). La croissance intercalaire des tiges dure nettement plus longtemps que celle des feuilles qui, elles, atteignent rapidement des dimensions constantes pour l'espèce.

La ramification du système flottant se réalise pendant la phase de croissance intercalaire rapide, en dessous d'un certain seuil de vigueur (vitesse d'élongation ?) l'axe ne se ramifie plus. Dans l'état actuel de nos observations, il ne peut être conclu si cette limite supérieure de l'ordre de ramification est un caractère intrinsèque (génétique) de l'espèce ou est lié à des seuils trophiques ou d'intensité lumineuses.

La croissance intercalaire se manifeste aussi sur les tiges souterraines, son caractère y est cependant beaucoup plus défini que sur les tiges flottantes car l'élongation des entre-nœuds cesse dès que l'article a formé sa première feuille assimilatrice (Fig. 1E, 4).

Finalement la croissance intercalaire existe aussi dans le pédoncule de l'inflorescence de sorte que les fruits apparaissent par petits groupes séparés les uns des autres. Comme l'avait déjà constaté ARBER (1920) l'inflorescence peut d'ailleurs s'allonger à tel point qu'elle traîne à la surface de l'eau (sur les hauts fonds bien abrités devant Préverenges). L'axe inflorescentiel atteint souvent le tiers de la longueur de la partie végétative (chez un individu, récolté à 4 m de profondeur le 16 août 1995, l'inflorescence mesurait 30 cm sur un total de 110 cm pour la plante entière).

DISCUSSION

LES MODES DE RAMIFICATION

P. pectinatus est une espèce riche en modalités de ramification avec six modes, voire plus si la plantule issue de la germination d'une graine pouvait être observée.

1. Ramification de l'axe issu du corme, dans le cas de l'hypothèse monopodiale (Fig. 6E) un rameau latéral est porté par un entre-nœud court inséré entre deux entre-nœuds longs et dans le cas de l'hypothèse sympodiale (Fig. 6F) un rameau latéral est inséré sur la courbure d'un axe changeant d'orientation. L'absence de feuilles axillantes, et surtout de la feuille qui devrait axiller A_2 (représentée en pointillé) est bien sûr « responsable » de cette ambiguïté[2] étant donné que la position des préfeuilles est la même quelle que soit l'hypothèse. Il faudrait pouvoir compter le nombre exact d'entre-nœuds jusqu'à F_a, si par exemple « c-d » était le dernier entre-nœud court formé par l'axe tubérisé du corme, le nœud portant les racines (R) porterait la « feuille absente » « e » tourné du même côté que la préfeuille « a » (du fait de la distichie), c'est-à-dire à gauche de l'axe sur les illustrations, et il s'ensuivrait que F_a serait placée du côté droit de l'axe[3], ce qui favoriserait l'hypothèse sympodiale

[2] Une plantule issue de l'entrée en végétation d'un corme cultivé en serre (octobre 1995) montrait aussi une absence de feuilles axillantes mais un plan d'organisation différent des plantules prélevées *in situ*. D'autre part HAGSTROEM (1916) donne une illustration de cormes se prolongeant par un axe (non encore ramifié) portant quelques nœuds apparamment dépourvus de feuilles.

(Fig. 6F). Des observations de l'anatomie de la plantule restent à entreprendre pour mieux étayer une conclusion.

2. Ramification sur les tiges souterraines à l'aisselle des cataphylles « b », elle contribue à une extension dans une première dimension du plan des tiges souterraines. C'est le mode « standard » de ramification de tous les Potamots.

3. Ramification sur les tiges souterraines à l'aisselle des cataphylles « c », elle contribue à une extension dans une deuxième dimension du plan des tiges souterraines. Ce mode de ramification est responsable de la production d'herbiers gazonnants, il existe peut-être chez d'autres espèces de Potamots à feuilles étroites telle que *P. vaginatus*.

4. Ramification sur les tiges flottantes à l'aisselle des feuilles assimilatrices, elles produisent la plupart des rameaux latéraux le long des axes d'ordre 1, 2 ou 3. C'est ce mode de ramification qui distingue l'espèce de nombreux autres Potamots, en particulier des espèces à feuilles larges telles que *P. perfoliatus* chez qui la tige principale se ramifie rarement de manière monopodiale pour produire tiges latérales à floraison terminale.

5. Ramification sur les axes latéraux issus de l'aisselle de la cataphylle qui suit immédiatement la préfeuille, elle contribue à la ramification en éventail. Ce mode est commun à d'autres Potamots à feuilles étroites : par exemple *P. vaginatus* Turcz. (HAGSTROEM 1916 : 32). Il n'a pas été observé chez des Potamots à feuilles larges tels que *P. perfoliatus* et *P. lucens*.

6. Ramification produisant le sytème sympodial de la tige principale, cette tige est la seule qui soit florifère chez *P. pectinatus*.

Cette richesse en formes de ramification est assez typique de certaines herbes rhizomateuses. En particulier le mode de ramification en éventail depuis l'aisselle de cataphylles existe chez *Piper* (BLANC & ANDRAOS 1983) sauf que chez ce genre la ramification a lieu à partir d'une cataphylle qui est en même temps la préfeuille du rameau latéral.

Il existe une analogie entre les ramifications de la plantule issue du corme et les 5e et 6e modes de ramification. Dans le cas de l'hypothèse sympodiale, les axes A_2, A_3 et A_4 (Fig. 6F) forment une ramification en éventail assez analogue à celle qui a été décrite (le 5e mode reprenant le processus conduisant à la formation de A_3 et A_4). Dans le cas de l'hypothèse monopodiale, le 6e mode de ramification (produisant le relais inflorescentiel) reprendrait le processus conduisant à la formant du A_2 (puisque dans les deux cas un rameau latéral est porté par un entre-nœud court inséré entre deux entre-nœuds longs). Quelle que soit l'hypothèse envisagée on constate que l'organisme marche à l'économie en « recopiant » dans un environnement différent un processus déjà éprouvé.

On peut encore pousser plus loin cette démarche unificatrice en cherchant quel pourrait être le plus petit nombre de facteurs associés à la ramification. En premier lieu il convient de comparer les modes de ramification dans les systèmes souterrains et flottants. On sait déjà que pour les deux systèmes, 1) il n'y a pas de ramification à l'aisselle des préfeuilles ; 2) il existe une ramification à l'aisselle de la cataphylle qui suit cette préfeuille (« b » et « C_{A2} » respectivement) ce qui implique un processus commun aux 2e et 5e modes de ramification ; 3) lorsqu'il existe un entre-nœud court inséré entre deux entre-nœuds longs, le tropisme affectant l'axe latéral issu du nœud proximal est différent du tropisme affectant l'axe issu du nœud distal. En effet :

— Dans le système souterrain sympodial le relais issu de « c » prend une direction différente (et faisant un angle droit) avec celle du relais issu de « b ».

— Dans le cas de la plantule issue d'un corme, et sous le couvert de l'hypothèse monopodiale, le rameau latéral issue du nœud proximal est plagiotrope alors que celui issu du nœud distal est orthotrope.

— Enfin dans le système inflorescentiel il existe une préséance entre les aisselles des nœuds proximal et distal puisque une des deux aisselles ne produit pas de rameau (anisocladie maximale) ou alors (fréquent chez *P. perfoliatus*) le rameau

[3] À remarquer que la position seule de la première feuille développée F_a (voir Fig. 6E,F) ne permet pas de lever l'ambiguité. En outre l'absence de feuilles axillantes pourrait mener à reconsidérer certains concepts relatifs à la ramification des plantes vasculaires... et faire perdre son sens à cette discussion.

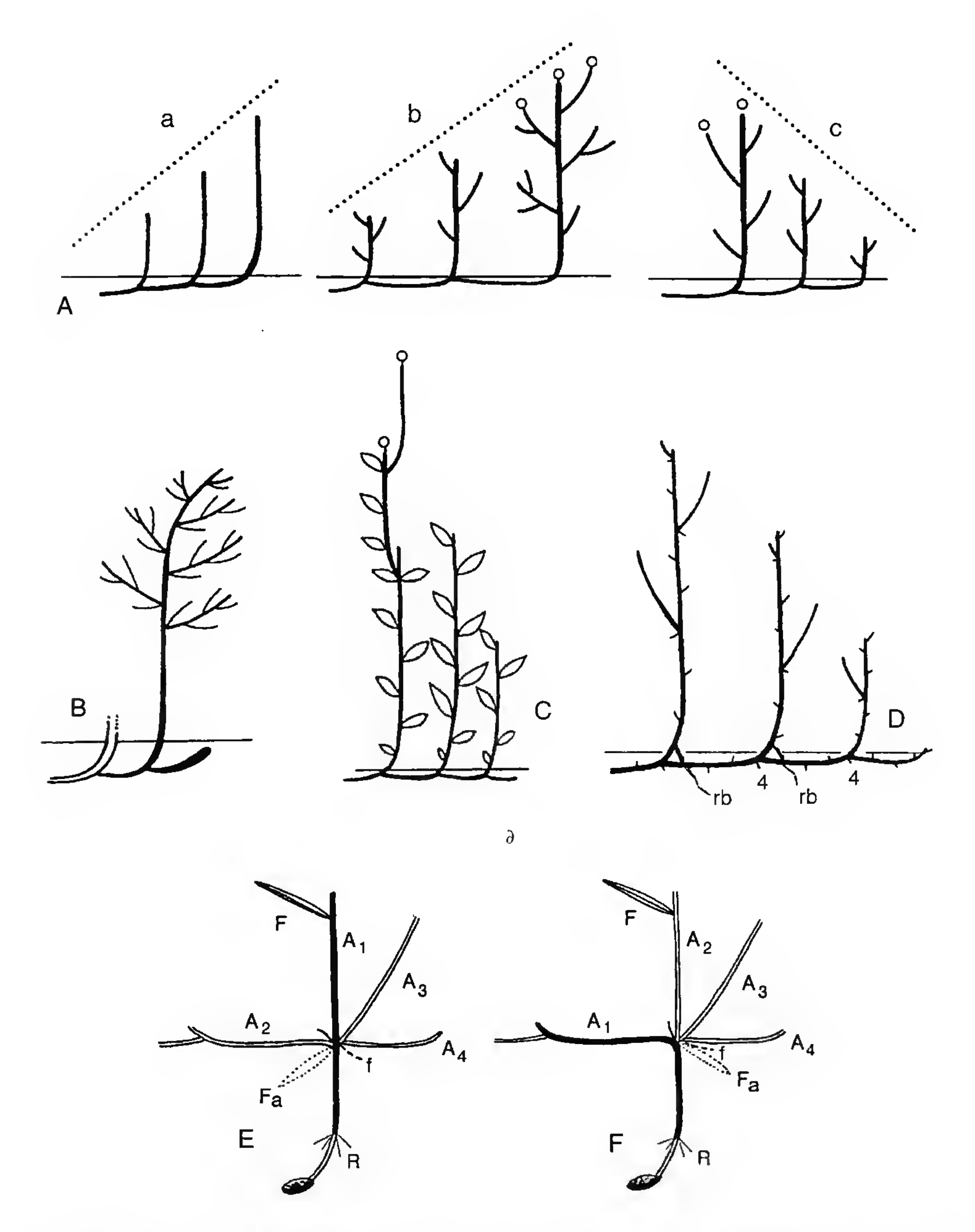


Fig. 6. — Divers taxa et concepts : **Aa**, ramification basitone entraînant une croissance d'établissement typique, chaque article plagiotrope souterrain se redresse, les articles successifs devenant de plus en plus importants ; **Ab**, variante de la ramification basitone où les axes dressés se ramifient, les cercles représentent des inflorescences ; **Ac**, comme « Ab » sauf que les articles proximaux fleurissent les premiers ; **B**, un Bambou conforme au modèle de McClure : la tige souterraine est sympodiale, les tiges dressées sont abondamment ramifiées, la ramification est continue ou diffuse ; **C**, unités de la ramification basitone conformes au modèle de Chamberlain (***Potamogeton perfoliatus***) ; **D**, architecture de *Thalassodendron sp.* (Cymodoceaceae) selon Tomlinson (1974) ; 4 : les quatrièmes nœuds des articles ; la ramification n'est pas continue sur les tiges dressées ; rb : un rameau issu du premier nœud de la tige dressée ; **E**, ramification d'une plantule issue d'un corme dans le cas de l'hypothèse monopodiale ; A_1 reste orthotrope ; A_4 est porté par A_3 qui est porté par A_2 ; a = prefeuille adossée de A_2 ; en pointillé, F_a, la feuille axillant A_2 ; f = « feuille absente » axillant A_3 ; R = racines ; **F**, ramification d'une plantule issue d'un corme dans le cas de l'hypothèse sympodiale ; A_1 se courbe brusquement pour devenir plagiotrope et porte un A_2 orthotrope ; A_4 est porté par A_3 qui est porté par A_2 ; a = préfeuille adossée de A_2 ; en pointillé, F_a, la feullle axillant A_2 ; La « feuille absente » axillant A_3 est située ici du même côté que F_a ; R = racines.

supérieur domine le rameau inférieur.

LES TAXA LES PLUS PROCHES DE *P. PECTINATUS* DU POINT DE VUE ARCHITECTURAL

L'attribution d'un modèle architectural nécessite en principe la connaissance des premiers stades du développement après la germination de la graine. Ces premiers stades du développement n'ont pas été observés et il n'est d'ailleurs pas sûr qu'ils soient architecturalement semblables à ceux issus des cormes.[4] Il est toutefois permis de considérer une plante à ramification basitone comme la juxtaposition d'unités architecturales (CREMERS & EDELIN 1995) ; ce sont ces unités que l'on peut comparer avec celles formées par d'autres plantes rhizomateuses.

Certains Bambous (Bambusoideae) (Fig. 6B) ont une architecture qui se rapproche de celle des Potamots mais qui diffère sur des points importants, car : 1) la tige principale conserve une croissance monopodiale pendant la floraison ; 2) bien que la croissance des branches soit sylleptique, celles-ci sont issues de sytèmes ramifiés condensés et préformés (HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON 1978) ; 3) chez *P. pectinatus* ce sont les articles proximaux (Fig. 6Ac) qui fleurissent les premiers, alors que chez un Bambou (Fig. 6Ab,B) les articles proximaux ne peuvent pas fleurir du fait de la croissance d'établissement (TOMLINSON & ESLER 1973).

Parmi les très proches parents de *P. pectinatus*, *P. vaginatus* Turcz. (subg. *Coleogeton*, sect. *Convoluti* Hagstr.) produit aussi le mode de ramification en éventail et a vraisemblablement une architecture très semblable à celle de *P. pectinatus*. Les Potamots à feuilles larges forment des tiges flottantes très peu ramifiées ; chez *P. perfoliatus* (subg. *Eupotamogeton* sect. *Axillares* Hagstr.) ces tiges restent d'ailleurs en général non ramifiées jusqu'à l'apparition des axes inflorescentiels (Fig. 6C). *P. perfoliatus* ne réaliserait que quatre des six modes de ramification :

— Premier mode : la plantule issue du corme a une organisation identique à celle de *P. pectinatus*, sauf que A_4 est absent ; le même type d'ambiguïté subsiste cependant à propos de A_2.

— Deuxième mode (propre au rhizome) : mode « standard ».

— Troisième mode (propre au rhizome) : absent.

— Quatrième mode (produisant les rameaux axillés par les feuilles assimilatrices) : quasi-absent.

— Cinquième mode : absent, les rameaux latéraux de *P. perfoliatus* possèdent d'ailleurs deux cataphylles au lieu d'une seule entre la préfeuille et la première feuille assimilatrice (Fig. 1D). Si la ramification « en éventail » devait avoir lieu à l'aisselle de la première cataphylle, la deuxième cataphylle n'axillerait probablement pas de rameau (sinon cela « coûterait » à l'organisme un mode supplémentaire de ramification).

— Sixième mode (responsable de la production des relais) : il existe aussi à ceci près que c'est la feuille supérieure de la paire subopposée qui est axillante. D'autre part *P. perfoliatus* produit en général plus de trois relais successifs avant d'atteindre la surface.

Certaines espèces de Cymodoceaceae (Najadales *sensu* DAHLGREN et al. 1985) ont un mode de croissance très comparable à celui de *P. pectinatus*. RAYNAL-ROQUES (1981) les classe avec les Potamots à feuilles étroites dans le « schéma physionomique et fonctionnel de Zostera » *à organes assimilateurs submergés, linéaires, peu denses, échelonnés sur l'organe ancré au sol qui les porte ; à surface assimilatrice bien répartie dans le volume liquide.* De plus la description que fait TOMLINSON (1974) de ces plantes aquatiques marines, telles qu'*Amphibolis* et, plus encore, *Thalassodendron*, montre aussi un dimorphisme très marqué entre tiges souterraines et dressées. Les modules de *Thalassodendron* se redressent comme ceux des Potamots (mais après le 4e nœud) et possèdent un bourgeon latent sur le premier nœud de la tige dressée (Fig. 6D). Ces bourgeons latents peuvent se développer pour produire d'autres rhizomes (rb) et la plante se met à « proliférer ». Il y a toutefois quelques différences avec *P. pectinatus* :

— Les axes dressés monopodiaux ne se ramifient pas à tous les nœuds : « *Erect axes branching monopodially, diffusely and infrequently to produce further leafy shoots, more commonly to produce flo-*

---

[4] MUENSCHER (1936) présente une illustration d'une plantule ramifiée issue de la germination d'une graine de *P. americanus* ; cette plantule se compose d'une tige feuillée monopodiale portant un rhizome sympodial à l'aisselle d'une feuille basale.

wers ». (TOMLINSON 1974).
— Le rhizome n'en produit pas systématiquement d'autres à partir de bourgeons axillaires.
— Les tiges sont pérennes et ligneuses (DUARTE, HEMMINGA & MARBÁ 1996) et elles résistent beaucoup mieux aux chocs des vagues (RAYNAL-ROQUES 1981).

QUEL MODÈLE ARCHITECTURAL POUR *P. PECTINATUS* ?

CREMERS & EDELIN (1995) ont décrit une série de sept modèles architecturaux chez les plantes tropicales à ramification basitone, modèles qu'ils considèrent comme des variantes des modèles de Corner, Holttum, Chamberlin, Leeuwenberg, Massart et Petit. Les modèles de Tomlinson et de McClure devraient alors être abandonnés car si, par exemple, le modèle de McClure était appliqué aux plantes à ramification basitone dont les parties aériennes sont conformes au modèle de Roux, alors on serait en droit d'ériger les six autres variantes en à peu près autant de différents modèles architecturaux et cette démarche serait «*peu conforme à l'esprit généraliste des recherches architecturales* » (CREMERS & EDELIN 1995 : 1501)[5].

À l'évidence *P. pectinatus* représente, parmi les plantes à ramification basitone, une huitième variante faite d'une partie végétative dressée conforme au modèle de Roux/Attims portant une partie générative en modèle de Holttum/ Chamberlain. Quant à *P. perfoliatus*, il correspondrait à la variante, fréquente chez les Monocotylédones, à axes sympodiaux monochasiaux et à modules à floraison terminale.

Il n'est pas encore possible de décrire l'architecture de la forme rhéophyte puisque la floraison n'a pas été observée. La floraison, si elle se produisait en eau courante, serait en toute vraisemblance terminale. Tout ce qu'on peut dire c'est que la phase monopodiale est prolongée par l'action (mécanique ?) du courant.[6]

NOMBRE D'ENTRE-NŒUDS DE LA TIGE ET FLORAISON

Le nombre d'entre-nœuds produits par une tige dressée est à peu près constant et, de plus, la longueur qu'ils pourraient atteindre reste le plus souvent bien en-deçà de la valeur maximale (de l'ordre 15 cm), de sorte que la plante fleurit presque toujours sous l'eau. Peut-être s'agit-il là d'un phénomène de « floraison automatique » au sens de BARTHÉLÉMY (1988), la plante fleurissant dès qu'elle a atteint un certain stade de développement architectural. Un indice appuyant cette hypothèse provient du fait de l'existence de nombreuses tiges ne fleurissant pas mais atteignant un développement jusqu'au stade « feuilles subopposées » alors que le nombre d'entre-nœuds n'est pas significativement différent de celui des tiges fleuries.

Il faudrait aussi vérifier si une production de graines par apomixie pourrait avoir lieu. De toutes manières le milieu aquatique favorise la sélection en faveur d'une reproduction par voie asexuée (GRACE 1993), sauf, par exemple, pour les Podostemaceae (PHILBRICK & NOVELO 1994).

Ce nombre peu variable d'entre-nœuds concernerait aussi les relais inflorescentiels ; des données suffisamment précises nous manquent pour *P. pectinatus* mais chez *P. perfoliatus* on trouve en général quatre feuilles chlorophylliennes par relais.

CONCLUSION

La discussion précédente ne doit pas faire oublier le contexte général des connaissances acquises sur *Potamogeton pectinatus.*

Cette espèce a connu dans le Léman, dès la fin du siècle dernier, une véritable explosion démographique (FOREL 1901-1904 ; LACHAVANNE & WATTENHOFER 1975 ; LACHAVANNE, JUGE &

[5] La forte croissance intercalaire, qui permet ici l'apparition de quatre ordres axes, est exactement à l'opposé de ce que fait un Conifère ou une Dicotylédone ligneuse chez qui la croissance des entre-nœuds cesse avant (ou fort peu après) la ramification. Cette différence fondamentale pourrait faire mériter à *P. pectinatus* l'attribution d'un nouveau modèle architectural, ou d'une variante du modèle de McClure dont la définition s'inscrirait alors dans un cadre plus large.

[6] D'après SAUVAGEAU (1893 : 4), chez *P. rufescens* (syn. *P. alpinus*), l'entre-nœud entre les deux feuilles de cette paire devient aussi long que les autres quand la plante vit dans un cours d'eau rapide.

NOETZLIN 1986). Depuis cette époque, le milieu des rives lémaniques a été perturbé par l'eutrophisation, l'aménagement des rives (digues, enrochements, installations portuaires) ; causes qui ont beaucoup modifié la distribution des nutriments et de l'énergie mécanique associée aux vagues et aux courants.

Plusieurs auteurs se sont attachés à expliquer le caractère compétitif de cette espèce par son autoécologie exprimée selon des paramètres tels que résistance mécanique, aptitude à utiliser les éléments nutritifs, productivité des individus, phénologie ou propriétés physico-chimiques du milieu. L'analyse architecturale montre que l'on peut aussi expliquer en bonne partie les caractères autoécologiques intrinsèques d'une plante. *P. pectinatus* possède une grande souplesse d'adaptation qui s'explique par ses potentialités de ramification et de croissance intercalaire, de sa stratégie d'exploration et d'exploitation. Bien que l'espèce paraisse très variable à tous les auteurs, les populations lémaniques montrent un développement stéréotypé (le Léman serait-il quasiment conquis par un clone unique ?) et la grande variabilité de l'espèce proviendrait de sélections opérées par des écosystèmes différents.

Le fait que les clones des Potamots soient capables de se déplacer sur les fonds n'est pas pour simplifier les études taxonomiques et écologiques des différentes souches d'une même espèce ou de ses hybrides. L'existence de ces nombreuses formes pose bien sûr le problème de la spéciation mais nous ne sommes pas enclin à penser que de la forme rhéophyte mérite un statut taxonomique, certes infraspécifique, particulier. En particulier le taxon *P. helveticus* (Fischer) W. Koch, en forte régression dans le Léman (LACHAVANNE et al. 1986), pourrait n'être qu'une forme de *P. pectinatus* (HAGSTROEM 1916 ; HESS et al. 1976). Les analyses, devenues classiques, de migrations enzymatiques par électrophorèse ou de séquences d'ADN, nucléaire ou mitochondrial, permettraient de mieux discuter de l'origine des nombreuses formes de *P. pectinatus*.

Remerciements

J'exprime toute ma gratitude à Francis HALLÉ, Jean-Bernard LACHAVANNE, Aline RAYNAL-ROQUES et Adélaïde STORK pour leur patience et leurs heureuses suggestions.

RÉFÉRENCES

ARBER A. 1920. — *Water Plants. A study of aquatic Angiosperms.* Cambridge University Press, Cambridge.

BARTHÉLÉMY D. 1988. — *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique.* Thèse de doctorat, Université Montpellier II.

BLANC P. & ANDRAOS K. 1983. — Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 3 : 259-282.

CHOLLET S. 1996. — *Brève comparaison de deux formes de Potamogeton pectinatus.* Travail de certificat de botanique, Université de Lausanne.

CREMERS G. & EDELIN C. 1995. — Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone : vers une révision du modèle de Tomlinson. *Canad. J. Bot.* 73 : 1490-1503.

CRONQUIST A. 1981. — *An Integrated System of Classification of Flowering Plants.* Columbia University Press, New York.

DAHLGREN R.M.T. & CLIFFORD H.T. 1982. — *The Monocotyledons. A comparative study.* Academic Press, London, New York.

DAHLGREN R.M.T., CLIFFORD H.T. & YEO P.F. 1985. — *The Families of the Monocotyledons.* Springer, Berlin.

DELANOË O. & KELLER R. 1987. — *Pour une identification des plantes tropicales à l'aide de leurs caractères végétatifs.* Diplôme d'études approfondies, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

DIJK G.M. (VAN) & VIERSSEN W. (VAN) 1991. — Survival of a *Potamogeton pectinatus* L. population under various light conditions in a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in The Netherlands. *Aquatic Bot.* 39 : 121-129.

DUARTE C.M., HEMMINGA M.A. & MARBÁ N. 1996. — Growth and population dynamics of *Thalassodendron ciliatum* in a Kenyan back-reef lagoon. *Aquatic Bot.* 55 : 1-12.

FERNALD M.L. 1932. — The linear-leaved North American species of *Potamogeton*, section *Axillares. Mem. Amer. Acad. Arts and Sci.* 17 : 1-183.

FISHER J.B. & FRENCH J.C. 1978. — Internodal meristems of Monocotyledons. Further studies and a general taxonomic summary. *Ann. Bot.* 42 : 41-50.

FOREL F.-A. 1901-1904. — *Le Léman, monographie limnologique.* Tome 3. F. Rouge et Cie, Lausanne.

FRYER A. & BENNETT A. 1915. — *The Potamogeton of the British Isles.* L. Reeves and Co., Ashford, Kent.

GOEBEL K. 1932. — *Organographie der Pflanzen.* Dritter Teil. Gustav Fischer, Jena.

GRACE J.B. 1993. — The adaptative significance of clonal reproduction in angiosperms : an aquatic perspective. *Aquatic Bot.* 44 : 159-180

GRAEBNER P. 1906. — In O. KIRCHNER, E. LOEW & C. SCHROETER. *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas.* Band 1,1. E. Ulmer, Stuttgart.

HAGSTROEM J.O. 1916. — Critical researches on the Potamogetons. *Kungl. Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar* 55 : 1-281.

HALLÉ F. & OLDEMAN R.A.A. 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Masson, Paris.

HALLE F., OLDEMAN R.A.A. & TOMLINSON P.B. 1978. — *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis.* Springer, Berlin.

HAYNES R.R. 1986. — *Potamogeton* in Louisiana. *Proc. Louisiana Acad. Sci.* 31 : 82-90.

HEGELMAIER F. 1870. — Uber die Entwicklung der Blütenteile von *Potamogeton. Bot. Zeit.* 20 : 281-290, 297-304, 313-318.

HESS H.E., LANDOLT E. & HIRZEL R. 1976. — *Flora der Schweiz.* Band 1. Birkhäuser Verlag, Basel.

HUTCHINSON J. 1973. — *The families of flowering plants.* 3d ed. Clarendon Press, Oxford.

IRMISCH T. 1858. — *Über einige Arten aus der natürliche Pflanzenfamilie der Potamen.* C. Bosselmann, Berlin.

KAUTSKY L. 1987. — Life-cycles of three populations of *Potamogeton pectinatus* L. at different degrees of waves exposures in the Askö area, northern Baltic proper. *Aquatic Bot.* 27 : 177-186.

KAUTSKY L. 1988. — Life strategies of aquatic bottom soft macrophytes. *Oikos* 53 : 126-135.

IDESTAM-ALMQUIST J. & KAUTSKY L. 1995. — Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper. *Aquatic Bot.* 52 : 205-216.

LACHAVANNE J.-B., JUGE R. & NOETZLIN A. 1986. — Evolution des macrophytes du Léman (rives genevoises 1972-1984). *Sciences de l'eau* 5 : 419-433.

LACHAVANNE J.-B. & WATTENHOFER A. 1975. — *Les Macrophytes du Léman.* Conservatoire Botanique, Genève.

MABBERLEY D.J. 1993. — The Plant-Book. Cambridge University Press, Cambridge.

MADSEN J.D. & ADAMS M.S. 1989. — The light and temperature dependance of photosynthesis and respiration in *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Bot.* 36 : 23-31.

MUENSCHER W.C. 1936. — The germination of seeds of *Potamogeton. Ann. Bot.* 5 : 805-821.

POSLUZNY U. & SATTLER R. 1974. — Floral development of *Potamogeton richardsonii. Amer. J. Bot.* 61 : 209-216.

PHILBRICK C.T. & NOVELO A. 1994. — Seed germination of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Bot.* 48 : 145-151.

PRÉVOST M.-F. 1967. — Architecture de quelques Apocynaceae ligneuses. *Mém. Soc. Bot. France* Colloque sur la physiologie de l'arbre, Paris.

RAYNAL-ROQUES A. 1981. — *Contribution à l'étude biomorphologique des Angiospermes aquatiques tropicales. Essai d'analyse de l'évolution.* Thèse de doctorat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

SAUVAGEAU M.C. 1893-1894. — Notes biologiques sur les *Potamogeton. Journal de Botanique* 8 : 1, 21, 45, 98, 112, 140, 165.

SINGH V. 1965. — Morphological and anatomical studies in Helobiae. II. Vascular anatomy of the flower of Potamogetonaceae. *Bot. Gaz.* 126 : 137-144.

TOMLINSON P.B. 1974. — Vegetative morphology and meristem dependence. The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture* 4 : 107-130.

TOMLINSON P.B & ESLER A.E. 1973. — Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 11. 627-644.

TROLL W. 1937. — *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen.* Erster Band. Borntraeger, Berlin.

WIEGLEB G. & BRUX H. 1991. — Comparison of life history characters of broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. I. General characterization of morphology and reproductive strategies. *Aquatic Bot.* 39 : 131-146.

WIJK R.J. (VAN) 1988. — Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycle under field conditions. *Aquatic Bot.* 31 : 211-258.

WIJK R.J. (VAN) 1989. — Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquatic Bot.* 33 : 271-299.

WIJK R.J. (VAN), GOOR E. (VAN) & VERKLEY J.A.C. 1988. — Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. II. Autoecological characteristics with emphasis on salt tolerance, intraspecific variations and isoenzyme-patterns. *Aquatic Bot.* 32 : 239-260.

WILLIS J.C. 1973. — *A Dictionary of The Flowering Plants and Ferns*, Cambridge University Press, Cambridge.

Manuscrit reçu le 20 février 1996 ;
version révisée acceptée le 11 février 1997.

Archihyoscyamus: a new genus of Solanaceae from Western Asia

An-ming LU
Laboratory of Systematic & Evolutionary Botany, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Xiangshan, Beijing 100093, China.
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

KEY WORDS
Archihyoscyamus,
Solanaceae,
Western Asia.

ABSTRACT
A new genus of Solanaceae, *Archihyoscyamus* A.M. Lu, from Kurdistan (Western Asia) is described. The morphological characters of the flowers indicate that the genus is primitive in the tribe Hyoscyameae.

MOTS CLÉS
Archihyoscyamus,
Solanaceae,
W Asie.

RÉSUMÉ
Description d'un nouveau genre de Solanaceae, *Archihyoscyamus* A.M. Lu, du Kurdistan (W Asie). Les caractères morphologiques des fleurs indiquent que ce genre est primitif au sein de la tribu des Hyoscyameae.

It has been a century since the description of *Hyoscyamus leptocalyx* Stapf based on specimens collected by P. SINTENIS (N° *1000*) in 1888 from near Mardin of Kurdistan in Western Asia (STAPF 1896). He noted that the species was "a very distinct species representing an isolated type, characterised by the very short and delicate calyx-tube and the short and rather flat corolla". Previous studies have reviewed the hyoscyameous plants including *Scopolia*, *Anisodus*, *Atropanthe*, *Przewalskia*, *Physochlaina* and *Hyoscyamus* distributed in Eurasian region (LU & ZHANG 1986). In 1995, an opportunity to review the specimens of Solanaceae from Asian countries in the Herbarium Musei Parisiensis (P) revealed that *Hyoscyamus leptocalyx* Stapf differs greatly from the other species of the genus *Hyoscyamus* in characters of habit, flower, and fruiting calyx. It can be clearly distinguished from the other geneta of the tribe Hyoscyameae by the following characters: numerous, patent stems; small, solitary flowers on elongate pedicels in the leaf axils; subrotate, actinomorphic corollas; spreading, subrotate fruiting calyx with reflexed lobes and without strong marginal veins, incompletely enveloping the fruit. The morphological characters of the flower and fruiting calyx indicate that the new genus is primitive in the tribe Hyoscyameae.

ARCHIHYOSCYAMUS A.M. Lu, gen. nov.

Herba perennis. Radix crassa, pluricaules edens. Caules flaccidi ascendentes, patentes, pubescentes. Folia solitaria, petiolis elongatis, laminis membranaceis deltoideo-subreniformibus margine pauci-dentatis ciliolatis. Flores solitarii axillares actinomorphi longipedicellati. Calyx cupularis ad medium incisus, lobis 5, aequalibus ovatis apice obtuso-orbiculatis, expansis, post anthesin paulo increscentibus subrotatis. Corolla subrotata actinomorpha, tubo valde brevi cylindrico, limbo 5-lobato, lobis horizontaliter patentibus semirotundis obtusis. Stamina 5, erecta, exserta, infra medium tubi corollae inserta, filamentis filiformibus glabris; antherae basifixae, ovatae, quam filamentum multo breviores, loculis subparallelis rima longitudinali dehiscentibus, connectivo inconspicuo. Discus vix nullus. Ovarium ovoideum biloculare; stylus filiformis staminibus longior, stigmate capitato; ovula numerosa. Fructus subglobosus supra medium circumscissus, operculo deciduo, calyce membranaceo imperfecte inclusus. Semina numerosa reniformia lateraliter compressa tenuiter rugoso-foveolata; embryo valde incurvus, cotyledonibus semiteretibus.

Genus novum Hyoscyamo L. *affine, sed plantis pluricaulibus; petiolis elongatis; floribus solitariis actinomorphis subrotatis longipedicelatis; calycibus fructificantibus patentibus subrotatis fructus imperfecte involventibus; lobis ovatis obtusis margine non nervatis.*

Species 1 Asiae Occidentalis incola.

TYPUS NOMINIS GENERIS.—*Archihyoscyamus leptocalyx* (Stapf) A.M. Lu.

Herbs perennial. Root stout. Stems numerous, flaccid, ascending, patent, pubescent. Leaves solitary, with elongating petioles; leaf blade membranous, deltoid-subreniform, the margin coarsely dentate, ciliolate. Flowers solitary, axillary, actinomorphic, with elongating pedicels. Calyx cupular, 5-lobate, the lobes equal, ovate, the apex obtuse-rounted, spreading. Corolla subrotate, actinomorphic; tube very short, cylindric; lobes 5, broad-ovate, spreading, apex rounded. Stamens 5, erect, inserted at base of corolla tube, slightly exserted; filaments filiform, glabrescent; anthers basifixed, ovate, the locules subparallel, dehiscing longitudinally, the connective inconspicuous. Disc indistinct. Ovary ovoid 2-locular; ovules numerous; style filiform elongating; stigma capitate. Fruiting calyx spreading, subrotate, incompletely enveloping the fruit; lobes reflexed, without strong marginal veins. Capsules subglobose, dehiscing by an operculum slightly distal to middle. Seeds numerous, reniform, slightly compressed, rugose-foveolate; embryo ringlike, cotyledon semiterete.

The new genus differs from the genus *Hyoscyamus* in having numerous stems; leaves on elongate petioles; solitary, actinomorphic, subrotate flowers on elongate pedicels; and a spreading, subrotate fruiting calyx, the lobes of which incompletely envelope the fruit, are reflexed and lack strong marginal veins. This combination of character states can also clearly distinguish the new genus from the other genera of the tribe Hyoscyameae. Such as *Anisodus*, *Scopolia*, *Atropanthe*, *Przewalskia*, *Physochlaina*.

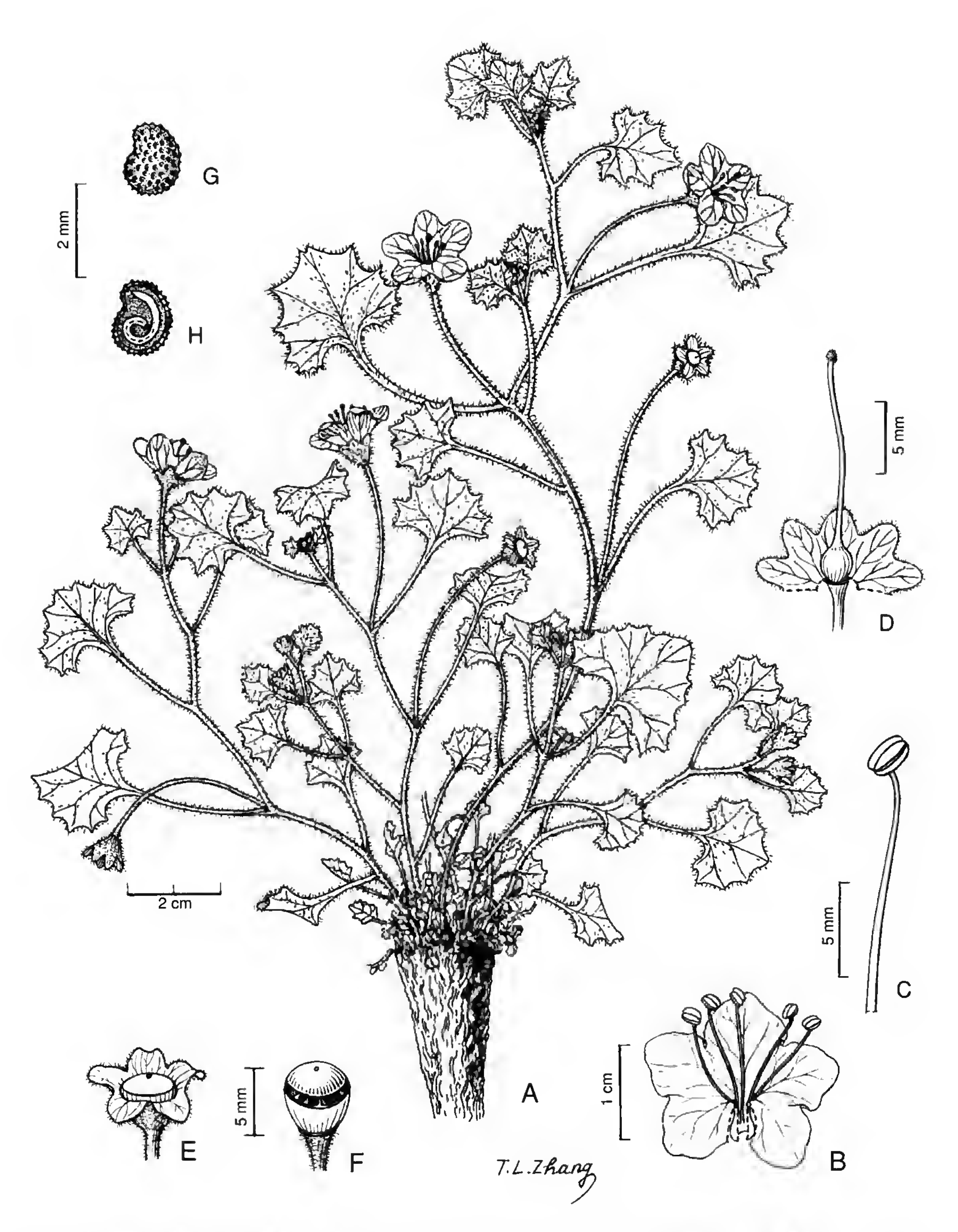


Fig. 1.—***Archihyoscyamus leptocalyx*** (Stapf) A.M. Lu: **A**, plant showing upper root and stems with flowers and fruits; **B**, expanded corolla); **C**, stamen; **D**, expanded calyx and pistil; **E**, fruiting calyx and fruit; **F**, fruit showing circumscissile dehiscence; **G**, seed; **H**, seed cut longitudinally showing curved embryo.

Archihyoscyamus leptocalyx (Stapf) A.M. Lu, **comb. nov.**

Hyoscyamus leptocalyx Stapf in Hook., Icon. Plant. 25: tab. 2446 (1896); Bornmuller, Beih. Bot. Centralbl. 28: 474 (1911).

Radix cylindrica 2-3 cm diametro. Caules ascendentes patentes pubescentes, 10-15 cm alti, 1-2 mm diametro. Folia solitaria, petiolis pubescentibus 1.5-3.5 cm longis; lamina membranacea deltoideo-subreniformia, 1-2 cm longa, 1.5-2.7 cm lata, 7-9-dentata margine ciliolata, dentibus deltoideis. Flores solitarii axillares, pedicellis ad 2.8 cm longis, pubescentibus. Calyx 5 mm diametro, lobis aequalibus, ovato-orbiculatis, obtusis, ciliolatis, 2 mm longis, 2 mm latis. Corolla subrotata, actinomorpha, 1.5-1.8 cm diametro, tubo circiter 2 mm longo, limbo 6 mm lato, lobis horizontaliter patentibus, semirotundis, 4 mm longis, 8 mm latis. Stamina 5 exserta, filamentis glabris, 10 mm longis; anthera 1.2-2 mm longa. Ovarium ovoideum, stylo staminibus paulo longiore circiter 12 mm longo, stigmate capitato. Calyx fructificans subrotatus, 8-10 mm diametro, lobis demum reflexis, 4 mm longis, 4 mm latis. Pedicelus elongatus ad 6.5-12 cm longus, pubescens. Capsula subglobosa supra medium circumscissa, operculo 3.5 mm diametro. Semina rugoso-foveolata, 1.8 mm longa, 1.1 mm lata.

TYPUS.—*Sintenis 1000*, Kurdistan, 1988 (holo-, P).

PARATYPUS.—*d'Alleizette s.n.*, Kurdistan, 16 May 1909 (P).

Root cylindric, 2-3 cm in diam. Stems ascending, patent, pubescent, 10-15 cm tall, 1-2 mm in diam. Leaves solitary; petiole pubescent, 1.5-3.5 cm long; leaf blade membranous, deltoid-subreniform, 1-2 cm long, 1.5-2.7 wide, 7-9-dentate, ciliolate, the teeth deltoid. Flowers solitary, axillary; pedicel to 2.8 cm long, pubescent. Calyx 5 mm in diam.; lobes equal, ovate, apex obtuse-rounded, margin ciliolate, 2 mm long, 2 mm wide. Corolla subrotate, actinomorphic, 1.5-1.8 cm in diam.; tube ca. 2 mm long, limb ca. 6 mm wide; lobes horizontally patent, semirotund, 4 mm long, 8 mm wide. Stamens 5, slightly exserted; filament glabrescent, 10 mm long; anther 1.2-2 mm long. Ovary ovoid, style longer than stamens, 12 mm long; stigma capitate. Fruiting calyx subrotate, 8-10 mm in diam., the lobes reflexed, 4 mm long, 4 mm wide. Pedicels elongating, to 6.5-12 cm long, pubescent. Capsule subglobose, 4.5 mm in diam., operculum 3.5 mm wide. Seeds rugose-foveolate, 1.8 mm long, 1.1 mm wide.—Fig. 1.

Acknowledgments

The author wishes to express his sincere gratitude to Professor Ph. MORAT, director of Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, France, who invited him to the Herbarium Musei Parisiensis to revise the specimens of Solanaceae from China and other Asian countries. Also, sincere thanks to J.E. VIDAL, Th. DEROIN, S. HUL for kind help, and to Professor TANG YAN-CHEN for reviewing his manuscript.

REFERENCES

LU A.M. & ZHANG Z.Y. 1986.—Studies of subtribe Hyoscyaminae in China: 56-78, in D'ARCY W.G. (ed.), Solanaceae: Biology and Systematics. Columbia Univ. Press, New York.

*Manuscript received 29 May 1996;
revised version accepted 22 January 1997.*

Observations sur le milieu et la végétation du Massif de l'Ankarana (Nord de Madagascar) et description de trois nouvelles espèces de *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) et *Adenia* (Passifloraceae)

Martine BARDOT-VAUCOULON
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ
Présentation générale de l'Ankarana, massif karstique du nord de Madagascar, du point de vue climatique, géologique et géomorphologique, suivie d'observations, pour une zone centrale proche du Lac Vert, concernant la forêt dense sèche caducifoliée, climax du domaine phytogéographique de l'ouest. La phénologie des espèces est marquée par une importante période de floraison en fin de saison sèche et une caducité presque totale du feuillage. Trois faciès de composition et de physionomie différentes sont mis en évidence en corrélation avec une variation continue des conditions édaphiques, facteur écologique le plus marquant pour ce milieu. Plusieurs exemples d'espèces présentant des adaptations particulières (géophytes à cycle végétatif court, crassulescence, pachycaulie, spinescence) sont rapportées en fonction de leur localisation. Trois nouvelles espèces prospérant dans cette région sont décrites dans les genres *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) et *Adenia* (Passifloraceae).

MOTS CLÉS
végétation, Madagascar, Ankarana, tsingy, karst, *Chlorophytum*, *Tacca*, *Adenia*.

ABSTRACT
A general overview is presented of the Ankarana massif, a karstic formation in northern Madagascar, summarizing information on climate, geology, and geomorphology, followed by observations from the central portion of Ankarana near the Lac Vert concerning dry deciduous forest, which represent the climax formation in Madagascar's Western phytogeographic domain. The phenology of the local flora is characterized by the almost complete seasonal loss of leaves during the dry season, and by a peak in flowering prior to the onset of the rains. Three formation can be recognized at Ankarana based on floristic composition and physiognomy of the vegetation; the occurrence of each is correlated with variations in edaphic conditions, which are the most important ecological factors influencing the vegetation in this area. Several examples of species with special adaptations are described, including geophytes with a short vegetative cycle, and plants exhibiting crassulence, pachycauly, and spinescence; these are discussed with regard to the sites at which they grow. Three new species from this region are described in *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) and *Adenia* (Passifloraceae).

KEY WORDS
vegetation, Madagascar, Ankarana, tsingy, karst, *Chlorophytum*, *Tacca*, *Adenia*.

Le massif de l'Ankarana situé au N de Madagascar, dans la province de Diégo-Suarez (12°55'S, 49°06'E), est assez bien connu du point de vue géologique (BESAIRIE 1936, 1972) et géomorphologique grâce à l'étude détaillée de l'extrême Nord de Madagascar de ROSSI (1980) et aux travaux d'exploration et de cartographie des réseaux souterrains de DUFLOS & DE SAINT-OURS (1967) et DUFLOS (1968, 1988).

Par contre la connaissance floristique, basée sur les récoltes dispersées dans les herbiers est incomplète. De plus, elle n'a donné lieu qu'à de courtes

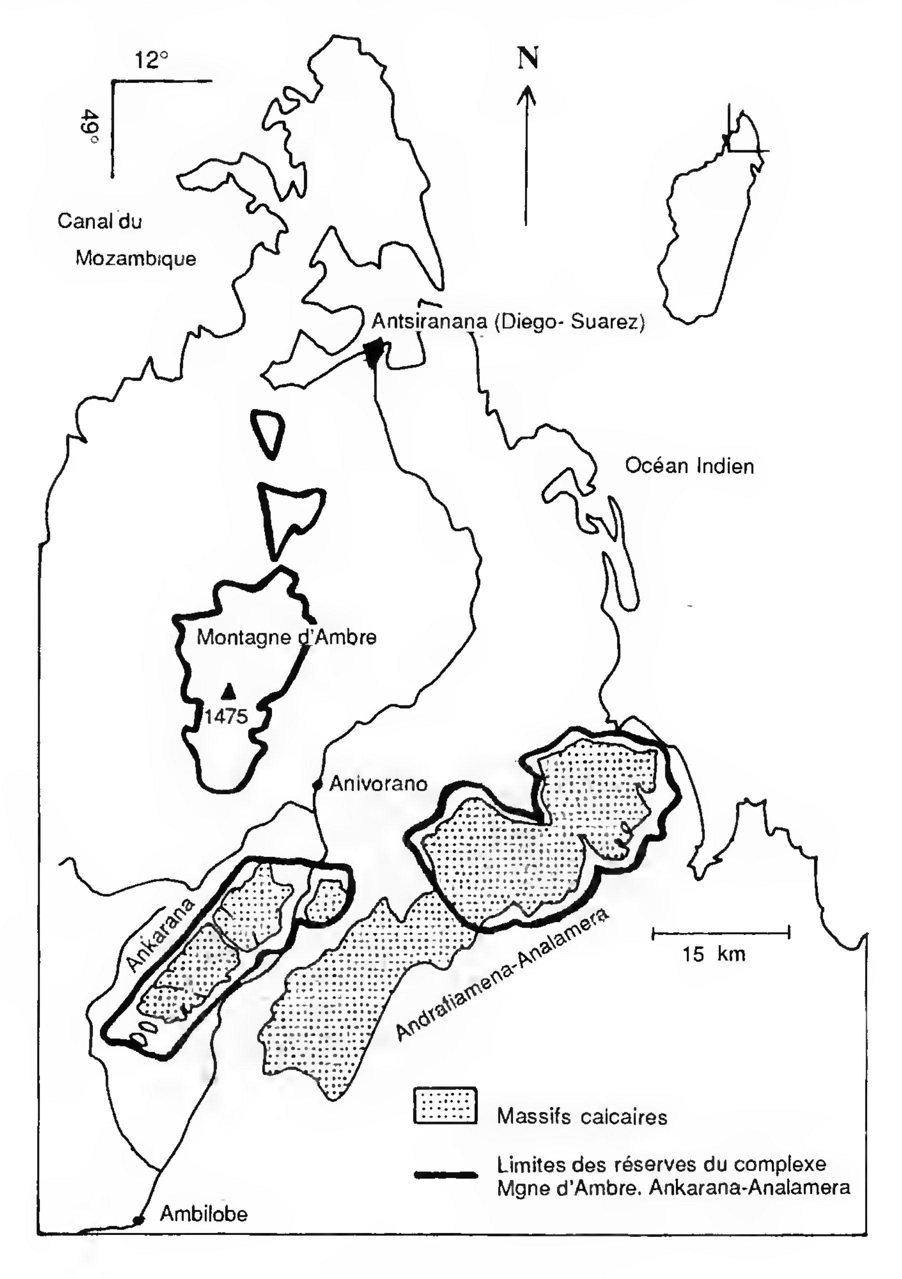


Fig. 1. — Carte du Nord de Madagascar.

citations dans diverses publications et il n'existe aucun travail de synthèse sur tout ou partie de ce massif. Le présent document apporte des données nouvelles et précises obtenues par un travail de terrain d'octobre 1990 à juin 1991 complété d'observations ponctuelles pendant les trois années précédentes. Une analyse floristique locale est présentée accompagnée de remarques phytosociologiques. Trois nouvelles espèces de *Chlorophytum*, *Tacca* et *Adenia* sont décrites.

GÉNÉRALITÉS SUR LE MASSIF DE L'ANKARANA

C'est un plateau calcaire d'orientation NE-SW de 25 km de long sur 8 km de large (Fig. 1). Sa façade NW est marquée, du côté de la montagne d'Ambre par un escarpement de 100 à 150 m de haut appelé « mur de l'Ankarana ». Cette limite naturelle domine la plaine basaltique d'Analatelo. Sa bordure SE ne possède pas de limite très nette

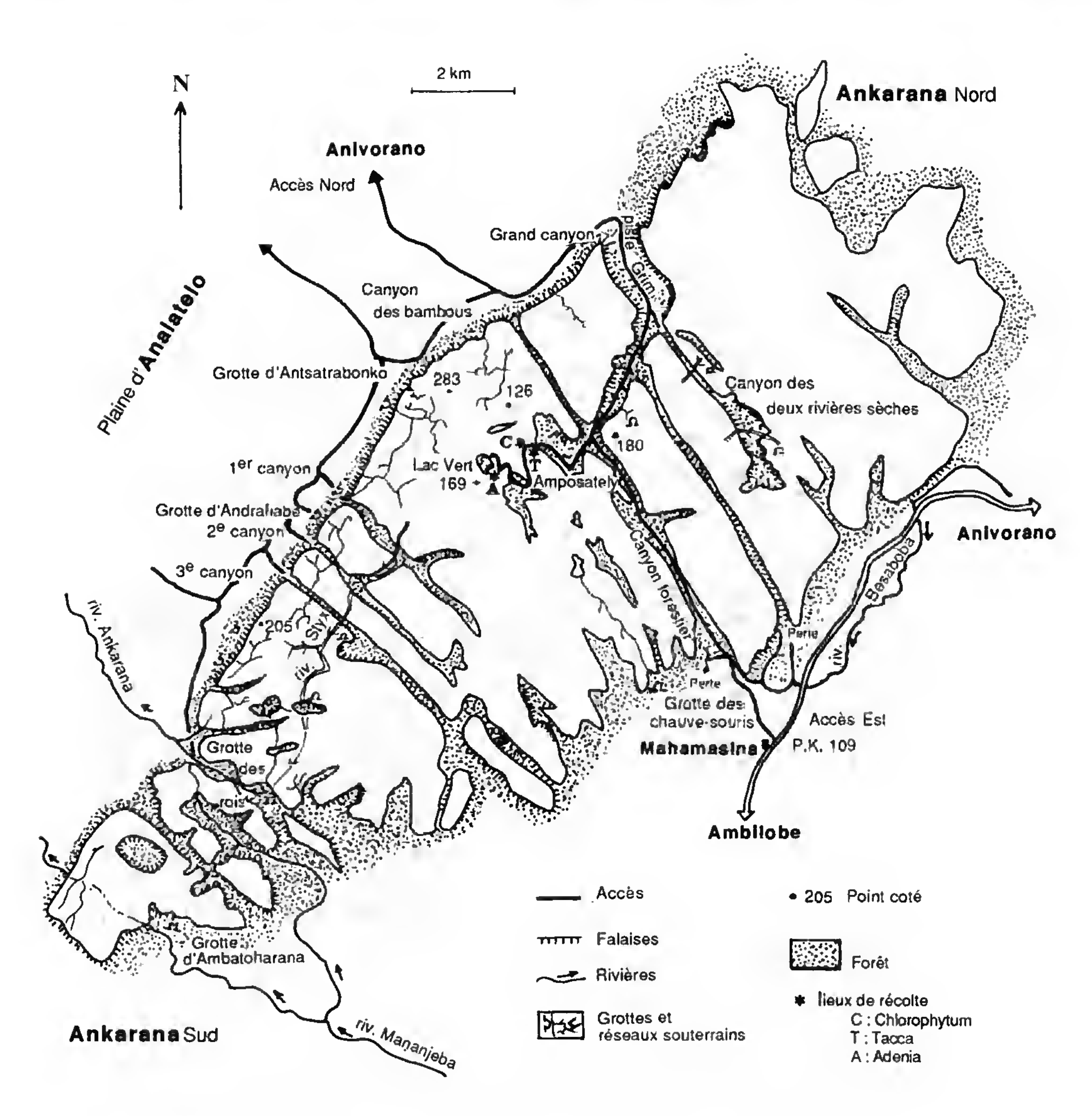


Fig. 2. — Carte détaillée du massif de l'Ankarana établie d'après la carte au 1/100 000 d'Ambilobe.

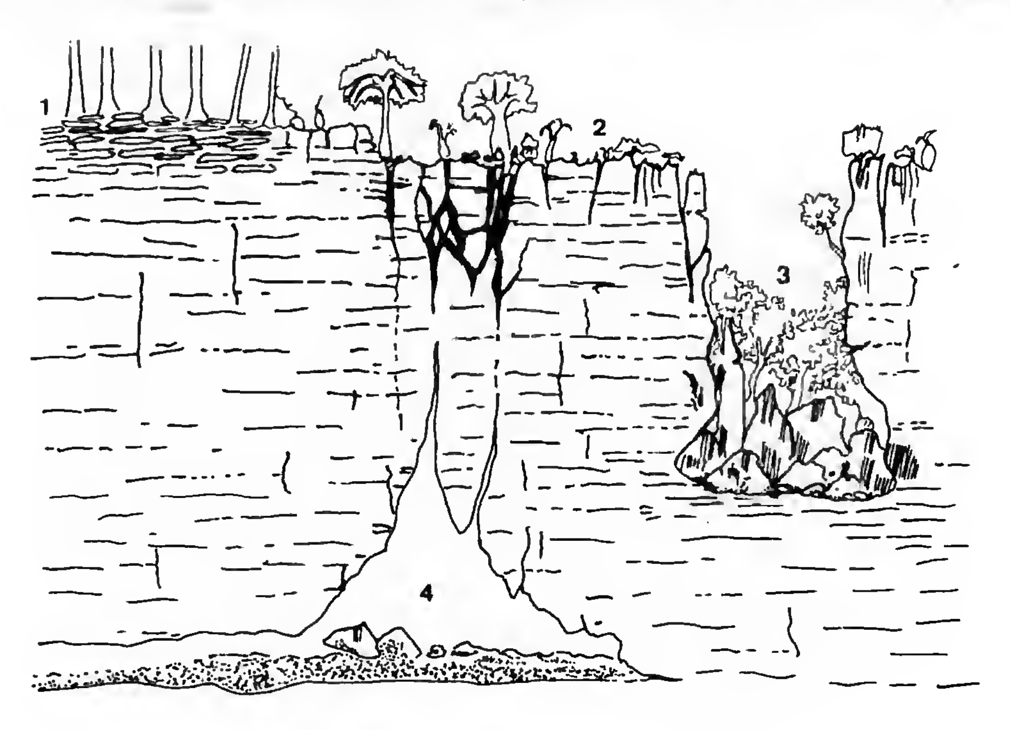
(Fig. 2). Ce massif appartient à la région occidentale, Domaine phytogéographique de l'Ouest, Secteur Nord (HUMBERT 1955). Ce dernier est séparé du reste du Domaine de l'Ouest par le Domaine du Sambirano qui représente une extension vers l'Ouest de la Région orientale.

LE CLIMAT

Cette région est caractérisée par l'alternance de deux saisons très contrastées. La saison sèche va de mai à novembre avec à peine 140 mm d'eau, soit seulement 7 % du total des précipitations (BARDOT-VAUCOULON 1991), et des températures de 26°C en moyenne. Pendant cette saison soufflent les alizés du SE qui faiblissent dès le mois de septembre. La saison pluvieuse, qui s'installe progressivement, dure de décembre à avril avec 93 % du volume des précipitations, et des températures de 27,5°C en moyenne. Plusieurs travaux parmi lesquels ceux de MORAT (1969, 1973) puis CORNET (1974) ont utilisé les données climatiques pour définir des bioclimats en concordance avec les types de végétation. La région considérée appartient à l'étage sec avec un déficit hydrique cumulé compris entre 300 et 400 mm (type sub-humide chaud de MORAT). Le climat va directement influencer le cycle de la végétation avec un repos végétatif très marqué de mai à août, suivi d'une reprise dès fin septembre-début octobre avec les premiers orages et l'allongement de la durée du jour. La saison chaude et pluvieuse coïncide avec le développement maximal de la végétation.

GÉOLOGIE, GÉOMORPHOLOGIE ET PÉDOLOGIE

L'Ankarana, qui culmine à 283 m, correspond à une masse de 200 à 400 m d'épaisseur de calcaire jurassique moyen (-150 millions d'années)



1 Plateau avec dalles affleurantes

2 Zone fortement lapiazée appelée "tsingy"

3 Grande fissure

4 Réseau souterrain

Fig. 3. — Représentation schématique de la géomorphologie (adapté de LEANDRI 1936).

constituée de calcaires sub-lithographiques passant à des calcaires cristallins avec des traces de polypiers. Cet immense bloc que représente le plateau a été sculpté par l'eau en lapiaz (Fig. 3) parfois profonds séparés par des crêtes et arêtes acérées et coupantes. L'ensemble porte le nom de « tsingy ». Les zones moins fortement lapiazées sont parsemées de blocs calcaires, dont la taille varie de quelques centimètres à quelques dizaines de centimètres, avec un sol peu épais. On y trouve également des éboulis chaotiques de blocs lapiazés ou simplement basculés et des fissures larges et profondes de plusieurs mètres.

Le plateau est en outre entaillé de profonds et étroits canyons, correspondant à de grands accidents tectoniques, de direction NW-SE, aux parois verticales, encombrés d'éboulis ou de blocs basaltiques (ROSSI 1980). Il est troué d'avens ; l'un d'entre eux est occupé par le Lac Vert (Fig. 2), un autre, la grande dépression circulaire du SW, enferme une forêt inexplorée.

Le massif est parcouru par un important réseau souterrain dont il faut souligner l'intérêt pour l'accès à certaines dépressions fermées et à des zones de tsingy. Ce réseau comporte des grottes, des galeries sèches, et des rivières souterraines dont les voûtes peuvent atteindre 50 m de haut, et où règne une humidité constante proche de 100 %. Ce modelé, tant superficiel que souterrain, résultant en grande partie de l'action de dissolution de l'eau, constitue un karst. A ce jour, plus de 100 km de ce réseau ont été explorés et cartographiés en grande partie par DUFLOS (1968, 1988) mais il en existe davantage. Parmi les rivières il faut citer : la Mananjeba au S avec une partie de son parcours souterrain, la Besaboba à l'E qui se perd à l'entrée du massif près du village de Mahamasina, dans une très belle dépression circulaire avec des gradins sculptés par l'érosion, la Styx entièrement souterraine. Les seuls points d'eau permanents accessibles du massif se rencontrent dans plusieurs canyons et effondrements (Amposately, Lac Vert, 2e canyon...). Ils ont une importance capitale tant pour les végétaux qui se sont installés autour, que pour les animaux qui viennent y boire.

Dans les zones fortement lapiazées l'eau ruisselle et s'infiltre très rapidement dans les nombreuses fissures. Les conditions édaphiques sont défavorables à l'installation d'une végétation : sécheresse importante et difficulté d'enracinement. Le sol est inexistant ou réduit à un peu d'humus entre les blocs calcaires. Les quelques analyses qui ont été effectuées par le laboratoire de pédologie du FOFIFA (BARDOT-VAUCOULON 1991) montrent que ce sol contient une forte proportion d'argiles et de limons. Le facteur limitant pour la végétation semble davantage être son épaisseur que ses propriétés texturales ou chimiques.

ÉTAT DES CONNAISSANCES ET INTÉRÊT DU MASSIF DE L'ANKARANA

Du N au S de Madagascar, les massifs calcaires qui s'étendent à l'W sur 1700 km sont nombreux et variés : Tsingy de l'Ankarana, de Namoroko, Causses du Kelifely, Tsingy du Bemaraha, plateau Mahafaly pour ne citer que les plus importants. Ils présentent en commun certains caractères remarquables liés à la nature du substrat, et à l'action des eaux en milieu tropical à longue saison sèche. Les massifs appelés tsingy sont d'une relative inaccessibilité et leur exploration est longue et périlleuse. Dans l'Ankarana les voies de pénétration sont les canyons et les réseaux souterrains qui relient certaines dépressions. La pénétration humaine, en général, et l'exploration scientifique, en particulier, sont peu aisées, ce qui a constitué une protection naturelle de l'Ankarana ; la forêt n'a été exploitée qu'en limite du massif ou dans les grands canyons ; les feux de brousse sont cantonnés à la savane périphérique. La connaissance scientifique, en particulier floristique, est très partielle. Les missions, peu nombreuses, ou les individus qui ont collecté dans cette région, ont surtout prospecté les zones de bordure tant au S, qu'au N. Il faut à ce propos signaler les récoltes importantes de HUMBERT en 1937, 1951, 1960 et de CAPURON et al. en 1969.

À l'occasion de l'inventaire floristique des régions tropicales (CAMPBELL & HAMMOND 1989) plusieurs constats sont faits par DORR et al. concernant l'île de Madagascar. La région Ouest est riche en espèces endémiques et même microendémiques. Les travaux récents menés conjointement par le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et le Missouri Botanical

Garden permettent une quantification plus précise et actualisée de ces données (MORAT & LOWRY 1993). L'endémisme spécifique est compris entre 70 et 80 %, voire plus. Il s'agit en outre d'une des régions les moins bien prospectées de Madagascar, ce qui est également le cas de tout le N du domaine du Sambirano, compte tenu des très importantes difficultés d'accès limitant l'explotation à des visites sporadiques. De ce fait les collections sont pauvres et le plateau calcaire de l'Ankarana est cité par CAMPBELL dans les priorités pour l'inventaire floristique.

Le contact avec le complexe volcanique de la montagne d'Ambre constitue une autre originalité de ce massif. Les coulées basaltiques du quaternaire sont venues buter contre le mur de l'Ankarana, ennoyant sa base sur une épaisseur de plusieurs dizaines de mètres. Elles ont pénétré dans les grottes de la façade N et les canyons, traversant même le massif de part en part, au niveau du grand canyon. Ce passage constitue une voie de pénétration relativement aisée (piste Grim côté N, chemin pédestre côté E). Le sol y est plus épais et plus riche, il a permis le développement d'une forêt, plus haute et plus dense que celle du karst voisin, bénéficiant pourtant des mêmes conditions climatiques.

OBSERVATIONS SUR LA VÉGÉTATION

Nous avons étudié en détail pendant plusieurs mois, une zone interne de végétation primaire nouvellement accessible grâce au sentier ouvert en collaboration avec J. DUFLOS, fin 1986, pour accéder à la dépression du Lac Vert.

Le travail sur le terrain a consisté à collecter un maximum d'espèces, en notant leur type biologique et leur phénologie, en vue d'une identification ultérieure. Parallèlement nous avons effectué 20 relevés phytosociologiques sous forme de quadrats de 900 m^2. Cette grande surface a été choisie volontairement dans un souci de combiner l'inventaire floristique incluant les espèces rares avec le relevé de la végétation. Les sites et emplacements en ont été choisis de façon subjective en tenant compte de la physionomie apparente de la végétation, de la topographie, des conditions édaphiques mais aussi de l'accessibilité qui, dans ce milieu, est un facteur limitant ne pouvant être négligé (BARDOT-VAUCOULON 1991). Pour chacun, sont notées, les données concernant la végétation (liste des espèces complétée tout au long de l'étude, leur abondance, leur taille et leur répartition en strates) et le milieu (exposition, topographie, aspect apparent du sol).

Un transect de 300 m de long sur 1,50 m de large où les différents faciès de la végétation apparaissent en relation avec le modelé, complète ce travail.

L'ensemble des relevés a ensuite fait l'objet d'analyses par deux méthodes complémentaires, celle de Braun Blanquet (GOUNOT 1969) et l'analyse différentielle de Czekanowski, qui utilise le coefficient de similitude de Jaccard (GUINOCHET 1973), ce qui a permis de rapprocher les relevés en trois sous-ensembles correspondant chacun à un faciès et de dégager des espèces différentielles et des espèces communes. Pour ces dernières l'abondance a servi à calculer l'abondance relative dans chacun des faciès retenus (DAGET & GODRON 1982).

Nous donnons ici quelques résultats généraux concernant la phénologie de la forêt sèche caducifoliée, formation climacique correspondant à l'étage sec (CORNET & GUILLAUMET 1976), ici sur substrat calcaire, sa composition floristique ainsi que ses variations locales en fonction du modelé et des conditions édaphiques : dalles calcaires affleurantes, éboulis, tsingy.

Dans ce milieu s'est développée une futaie de 12 à 15 m de hauteur, irrégulière, avec quelques arbres dépassant 20 à 25 m. Dans les crevasses du calcaire et les dépressions les arbres sont en général de grande taille. Sur les zones rocheuses la taille diminue vite, on observe une prédominance des formes peu élevées et des arbustes ainsi qu'une multiplication des plantes à tiges renflées. Les caractères biologiques dominants cités par KOECHLIN et al. (1974) : « caducité du feuillage qui varie en fonction des strates mais est générale dans la strate supérieure, stratification des ligneux en 3 étages, sous-bois arbustif avec peu d'herbacées, lianes variées, tendance à la xérophylie avec réduction de la taille des feuilles, crassulescence, pachycaulie, spinescence » s'appliquent parfaitement à cette forêt.

Observations phénologiques

L'observation menée sur trois années a permis d'appréhender la phénologie des espèces. Près de 90 % des espèces perdent leurs feuilles, pour la majorité d'entre elles, en mai-juin. D'autres ne les perdent (ce sont toujours des espèces des strates inférieures) qu'à la fin de la saison sèche comme *Strychnos madagascariensis* ou *Diospyros vescoi*. Les nouvelles feuilles se développent d'octobre à janvier, soit en même temps que la floraison, soit lorsque celle-ci a déjà eu lieu. Pour environ 60 % des 230 espèces recensées en fleurs, la floraison se déclenche en fin de saison sèche, de septembre à novembre. Elle concerne des espèces émergeantes avec des fleurs souvent vivement colorées qui se détachent sur le fond gris du calcaire. De loin on repère ainsi facilement *Hildegardia erythrosiphon*, au sommet très étalé couvert de fleurs rouges. Les fleurs sont visitées par des bulbuls et des oiseaux-mouches : les souimangas, qui participent à la pollinisation. *Delonix* aff. *velutina* s'égaye de fleurs jaunes, *D. boiviniana* de fleurs blanches et *Pongamiopsis amygdalina* a une profusion de fleurs mauves, odorantes, qui attirent de nombreux insectes. Cette explosion de couleurs est un vrai enchantement ; elle est de règle dans les formations sèches (KOECHLIN et al. 1974) et déclenchée par les premières averses qui ont lieu en septembre-octobre. Il faut y ajouter d'autres espèces moins spectaculaires des strates supérieures, moyennes ou inférieures : *Commiphora spp.*, *Poupartia gummifera*, *Ochnella madagascariensis*, *Ormocarpopsis aspera*, *Cyphostemma sp.*, *Adenia lapiazicola*. Les orchidées épiphytes du genre *Microcoelia* ou lianescentes comme *Vanilla humblotii* aux grandes fleurs jaunes, s'épanouissent également à cette période.

Les premières feuilles apparaissent simultanément, ou plus tardivement, vers fin novembre chez *Hildegardia erythrosiphon* par exemple. Enfin environ 30 % des espèces développent leurs fleurs en saison des pluies de décembre à mars. Ces floraisons sont plus discrètes que les précédentes et concomitantes de la feuillaison. Citons à ce propos quelques arbres : *Kosteletzkya retrobracteata*, *Chionanthus incurvifolius*, *Paracorynanthe antankarana* ainsi que des espèces des strates inférieures en particulier des chaméphytes : *Polygala subdioica* et des géophytes : *Tacca ankaranensis*, *Carlephyton madagascariensis*, *Aulotandra humbertii* et *A. trigonocarpa*, plusieurs orchidées terrestres du genre *Oeceoclades*.

Les 10 % d'espèces restantes fleurissent en saison sèche, après mars. Cette floraison a lieu alors que la chute des feuilles, déjà commencée, augmente la quantité de lumière pénétrant dans le sous-bois. C'est le cas de plusieurs légumineuses arborescentes : *Neoharmsia baronii*, *Neoapaloxylon madagascariense*, *Erythrina ankaranensis*, *Ormocarpum bernierianum*, de *Talinella sp.*, *Crinum firmifolium* et *Pachypodium rutenbergianum*.

Composition floristique

Sur l'ensemble du secteur étudié, 260 espèces ont été récoltées appartenant à 146 genres répartis dans 64 familles différentes : 55 de Dicotylédones, 8 de Monocotylédones et une de Ptéridophytes. On note une grande abondance de Leguminosae avec plusieurs espèces bien représentées : *Dalbergia humbertii*, *Delonix boiviniana*, *Cordyla madagascariensis*, *Neoapaloxylon madagascariense*, *Albizia polyphylla*. Les Combretaceae avec 7 espèces du genre *Terminalia*, les Burseraceae avec le genre *Commiphora*, les Sapindaceae avec les genres *Erythrophysa* et *Stadmania* sont également très présentes. La famille des Euphorbiaceae avec une grande variété de formes et d'espèces occupe plutôt les strates moyennes et inférieures ; les *Croton* sont nombreux ainsi que les *Euphorbia* avec deux espèces endémiques localement : *Euphorbia pachypodioides* et *E. ankarensis*. Les Rubiaceae, Vitaceae, Acanthaceae sont représentées par plusieurs genres. Onze genres d'Orchidaceae ont été recensés, qu'ils soient épiphytes comme *Acampe*, *Microcoelia*, *Angraecum*, lianescent comme *Vanilla* ou terrestres comme *Oeceoclades*, *Nervilia*, *Disperis*. (Voir l'annexe pour la liste floristique complète).

Les types biologiques les mieux représentés sont les ligneux avec une majorité de microphanérophytes ne dépassant pas 8 m de haut. Ils confèrent à l'ensemble son aspect forestier. La strate herbacée est marquée par la présence de nombreux géophytes à développement saisonnier. Les

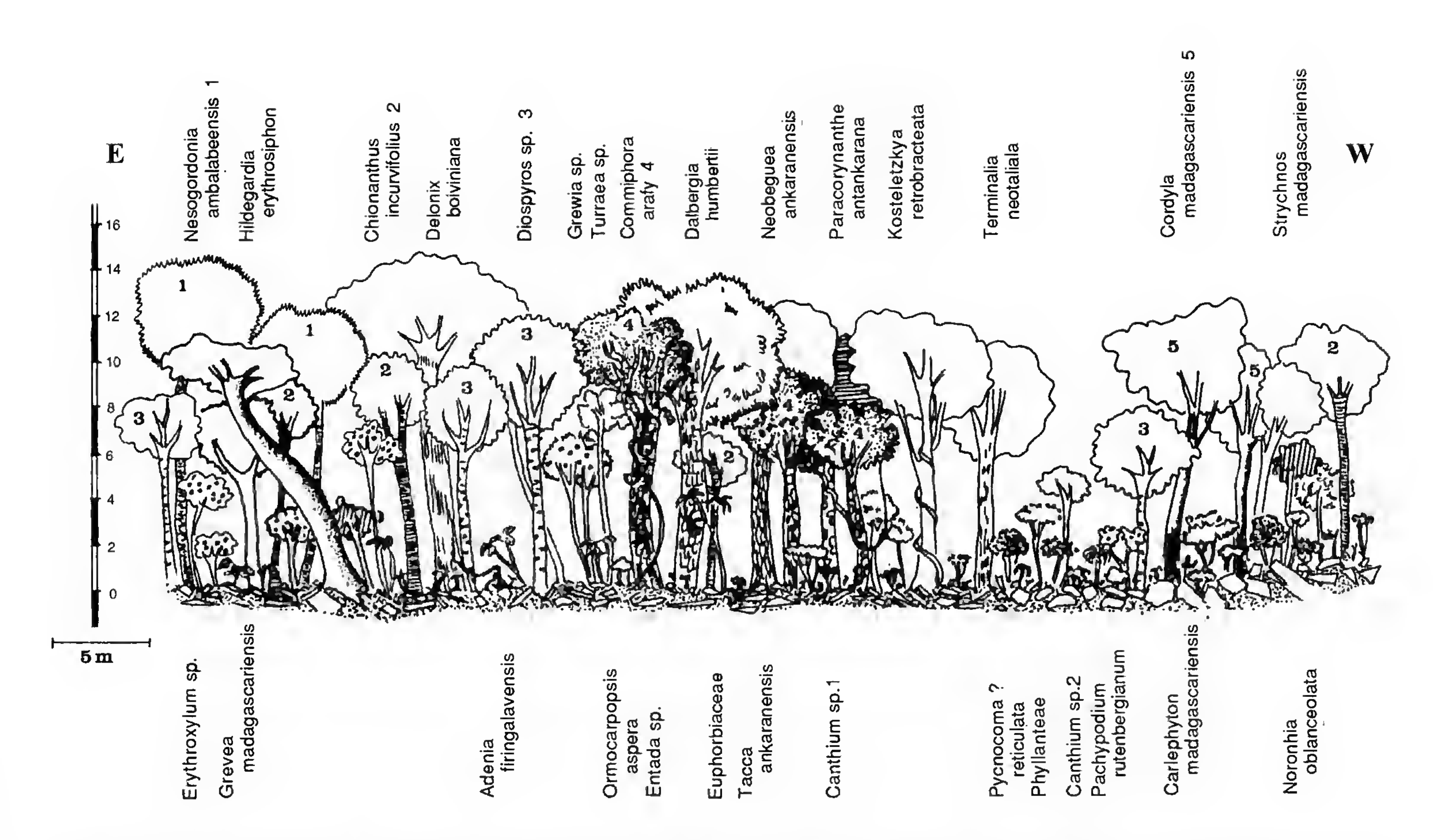


Fig. 4. — Profil schématique de la végétation sur substrat calcaire : forêt dense (extrait du profil complet Bardot-Vaucoulon 1991). Les espèces sont représentées pour une bande de 1,5 m de large avec des codes de représentation pour faciliter la lecture. Au niveau des strates inférieures certaines espèces abondantes ne sont pas figurées afin de préserver la lisibilité. Les noms des taxons sont placés au-dessus du profil lorsque leur taille est supérieure à 6 m, et en dessous pour les autres.

lianes, quelles soient ligneuses ou herbacées, sans être abondantes, ne sont pas négligeables. Enfin, il faut signaler la présence de quelques épiphytes principalement d'Orchidaceae.

Quelques faciès de la forêt sèche sur calcaire

Cette forêt est décrite en quelques lignes dans un compte-rendu de mission (Capuron 1952) et considérée par Humbert (1951) comme une forêt xérophile du district des plateaux karstiques pour le secteur Nord. Plus récemment, en utilisant la classification adoptée pour l'Afrique au congrès de Yangambi Cornet & Guillaumet (1976), puis White (1983) précisent et définissent des types de végétation pour Madagascar. La région occidentale est occupée par une forêt dense sèche décidue avec sa composante des plateaux calcaires. Ceci est confirmé par nos propres observations pour le massif de l'Ankarana. Cependant, lorsqu'on se déplace dans cette forêt, des variations ou faciès apparaissent très rapidement, en relation avec le modelé stationnel et les conditions édaphiques. Des différences concernant la taille des espèces, la composition floristique, le recouvrement, les adaptations morphologiques sont immédiatement visibles. Ce fait a été souligné pour la forêt sèche sur calcaire du Bemaraha (Leandri 1936). L'analyse phytosociologique (Bardot-Vaucoulon 1991) confirme les observations. Elle a permis de reconnaître trois faciès différents de cette forêt sur calcaires affleurants. Ils sont présentés avec les principales espèces et quelques unes de leurs particularités biologiques.

1. La forêt du plateau sur karst peu évolué (Fig. 4).

Les zones plates ou de faible déclivité, avec un sol relativement développé, abondamment mélangé de blocs et de dalles calcaires affleurantes (30 à 70 % de la surface totale) sont humides et bien drainées en saison des pluies au cours de laquelle la forêt est épaisse et sombre, ce qui limite l'évapotranspiration. Elle est caractérisée par une strate arborescente continue (recouvrement voisin de 80 %) où dominent des espèces telles que *Commiphora arafy*, *Delonix boiviniana*, *Dalbergia humbertii*, *Pongamiopsis amygdalina*, *Terminalia neotaliala*, *Nesogordonia ambalabeensis*, *Adansonia madagascariensis* à l'état dispersé, *Kosteletzkya retrobracteata*, *Grewia sp.*, *Diospyros sp.*, *Nectaropetalum sp.*, *Clerodendrum nudiflorum* qui atteignent ou dépassent 8 m de hauteur. La strate moyenne est bien fournie avec des espèces à port arborescent ou arbustif parmi lesquelles on peut citer *Turraea sp.*, *Grevea madagascariensis*, plusieurs Euphorbiaceae du genre *Croton*, une espèce d'Euphorbiaceae : Phyllantheae et *Ormocarpopsis aspera*. La strate inférieure compte surtout des géophytes. *Rhodocodon calcicolus*, *Tacca ankaranensis*, *Crinum firmifolium*, *Chlorophytum sylvestre*, deux espèces d'*Aulotandra*, quelques chaméphytes dont *Polygala subdioica* et *Leea guineensis*, des orchidaceae à pseudobulbes du genre *Oeceoclades* et des lianes comme *Adenia firingalavensis*, *Entada chrysostachys* et plusieurs Cucurbitaceae.

Des modifications locales ont pu être observées en fonction de la pente et de la quantité des dalles affleurantes. Ainsi, *Adenia firingalavensis*, *Commiphora stellulata*, *Poupartia gummifera*, *Diospyros sp.* marquent une nette préférence pour les sols peu profonds et très caillouteux ; *Euphorbia ankarensis* disparaît lorsque la pente augmente.

2. Végétation des éboulis et des lapiaz.

En mélange avec ces zones aux conditions édaphiques les moins défavorables, on rencontre des zones d'éboulis ou de lapiaz peu évolués. Le sol est toujours discontinu et d'épaisseur variable, difficile à évaluer, le plus souvent dans le fond des fissures ou entre les blocs rocheux. La forêt y est claire, moins haute que la précédente, avec un recouvrement variable pouvant atteindre localement 70 %. Les espèces sont moins élevées et les strates moyennes tendent à se confondre. On y retrouve, de manière plus dispersée et rare, les espèces de la forêt dense sèche du plateau. La physionomie de cette végétation est donnée par les ligneux hauts tels *Neoharmsia baronii*, *Cordyla madagascariensis*, *Delonix* aff. *velutina*, *Gyrocarpus americanus*, des ligneux bas comme *Protorhus humbertii*, *Ochnella madagascariensis*, *Noronhia oblanceolata*, *Commiphora pervilleana* et

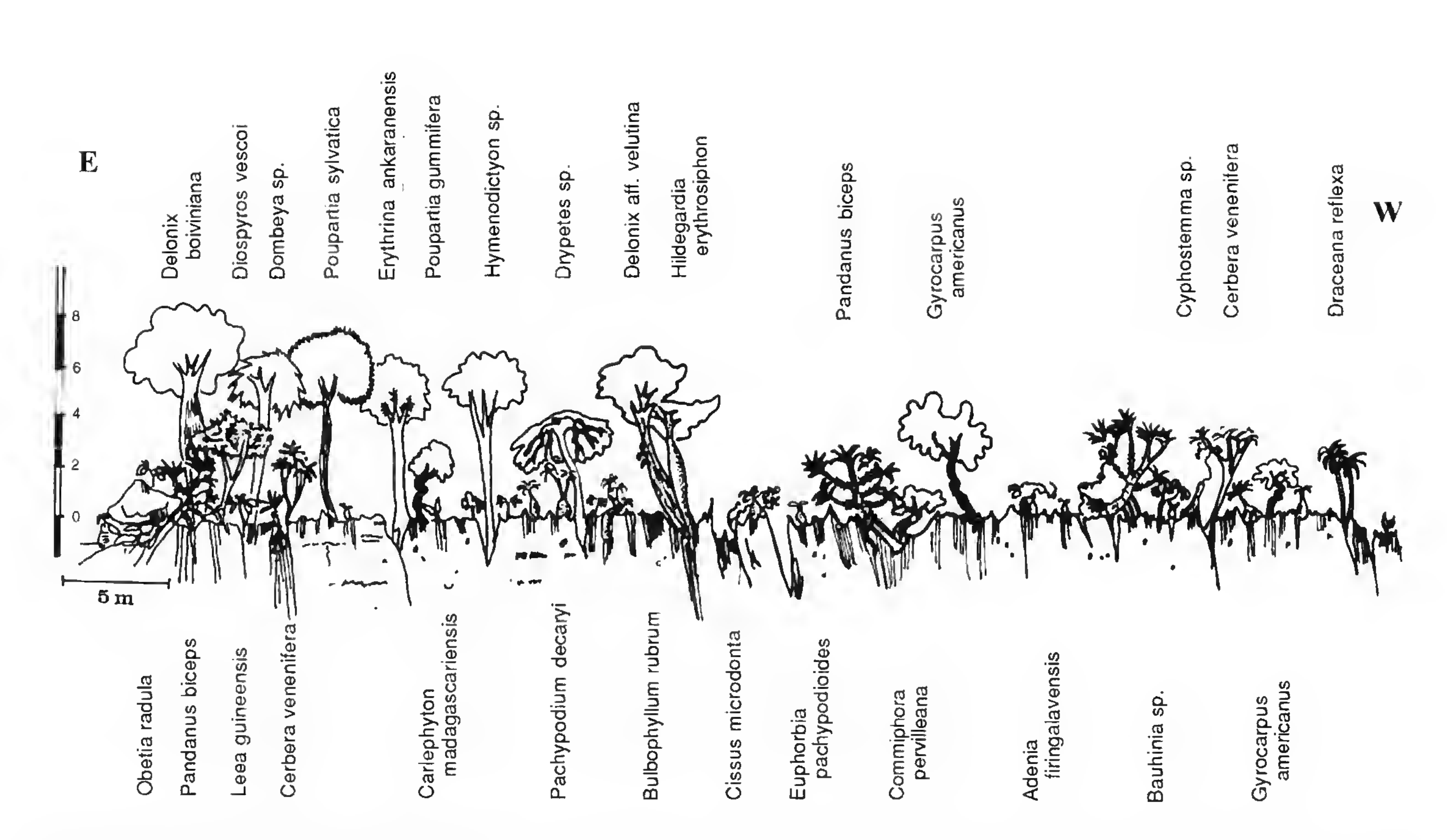


Fig. 5. — Profil schématique de la végétation des tsingy : forêt clairsemée. Mêmes conditions que pour la Fig. 4. Les noms des taxons sont placés au-dessus du profil lorsque leur taille est supérieure à 3 m, et en dessous pour les autres.

C. grandifolia, Vitex beraviensis, Antiaris toxicaria subsp. *madagascariensis, Diospyros vescoi* et *D. analamerensis*. La strate herbacée, avec *Euphorbia sp.* et *Justicia sp.*, quelques géophytes comme *Carlephyton madagascariense* et des lianes (*Sarcostemma sp., Cissus auricoma, Adenochlaena leucocephala*), est peu fournie.

3. Végétation des tsingy (Fig. 5).

Les zones de plateau, précédemment décrites, alternent avec d'importantes surfaces extrêmement lapiazées : les tsingy. Les conditions écologiques y sont très sévères. Le sol est discontinu, souvent squelettique à l'exception des fissures larges et profondes dont le fond est tapissé d'un sol riche en débris végétaux qui s'y accumulent. La capacité de rétention en eau du sol est voisine de zéro et en saison des pluies le ruissellement est important sauf dans les fissures où le drainage est ralenti. Il n'y a donc pas de réserve hydrique disponible pour la végétation en avril-mai et l'on peut considérer que pour ce milieu la saison sèche dure sept à huit mois au lieu de six. Il faut y ajouter un fort ensoleillement et une absence de protection au vent car le couvert végétal est réduit. La surface est soumise à des écarts de température importants. Les végétaux occupent en premier lieu le fond des grandes fissures mais les graines peuvent germer dans les creux de rochers, les fissures verticales ou au niveau des joints de stratification. Leur survie sera liée ensuite à leur capacité à développer un système racinaire pour se maintenir et à subsister avec leurs propres réserves en eau. Pour les plus grands, les racines s'insinuent en profondeur jusqu'à atteindre peut-être le réseau souterrain. Ce fait est confirmé par l'abondance des racines que l'on voit pendre au plafond des grottes.

La végétation est de ce fait très clairsemée et constitue une mosaïque dans laquelle on retrouve des espèces des deux autres faciès forestiers, surtout au niveau des fissures, mais aussi des espèces variées, dispersées et souvent très originales par leurs adaptations morphologiques et biologiques. Les espèces arborescentes sont peu nombreuses et d'aspect tourmenté et rabougri ; elles ne dépassent pas 8 m de hauteur ; leur croissance est lente. Parmi les espèces forestières, subsistent *Neoharmsia baronii, Zanthoxylum decaryi, Hymenodictyon sp., Dracaena reflexa, Poupartia gummifera, Gyrocarpus americanus, Hildegardia erythrosiphon*. Au niveau des fissures, on relève la présence de *Commiphora pervilleana, Omphalea sp., Pandanus biceps, Ficus reflexa*. Ces espèces n'émergent que par leur partie sommitale très étalée à la surface des rochers, ce qui est très remarquable dans le cas de *Ficus reflexa* et *Pandanus biceps*. Le reste de la surface des tsingy ainsi que les parois des fissures sont parsemées d'espèces peu nombreuses mais localement abondantes : des chaméphytes comme *Euphorbia pachypodioides, Asparagus vaginellatus, Angraecum praestans* (qui se comporte ici en chaméphyte) et des Viraceae et des Cucurbitaceae, lianescentes ou non, à partie basale renflée, souvent comprimées dans les fissures. Parmi les épiphytes seul *Bulbophyllum rubrum* supporte le fort ensoleillement et le dessèchement prolongé. Les espèces de petite taille ne se voient pas de loin et c'est en visitant systématiquement la surface et les fissures que l'on découvre ces plantes. Cette prospection est longue et exige un minimum de sens de l'équilibre ; les méthodes phytosociologiques utilisées pour les relevés doivent être modifiées et adaptées. Ce milieu recelle certainement des espèces encore inconnues. Pour notre part nous y avons récolté deux *Vitaceae* du genre *Cyphostemma*, un *Impatiens*, un *Adenia*, un *Commiphora*, un *Cynanchum* récemment décrit et du matériel complémentaire pour des espèces non encore décrites : *Talinella sp.1, sp. 2*, et *Terminalia sp.*

UNITÉ ET DIVERSITÉ DE LA FORÊT SÈCHE SUR MODELÉ KARSTIQUE

L'analyse de la composition floristique a permis de constater un appauvrissement spécifique lié à une diminution graduelle de l'importance du sol, lui-même en relation avec l'évolution plus ou moins poussée du modelé karstique : 147 espèces ont été recensées sur le plateau karstique, 138 dans les éboulis et lapiaz peu évolués. Le milieu des tsingy, malgré des conditions écologiques difficiles accueille des espèces variées mais moins nombreuses puisque nous en avons recensé 92 (BARDOT-VAUCOULON 1991).

TABLEAU 1. — Diversité floristique comparée des 3 faciès considérés.

<table>
<tr><th></th><th>Nombre de familles</th><th>Nombre d'espèces</th><th>Nombres d'espèces différentielles</th><th colspan="3">Nombre d'espèces communes</th></tr>
<tr><td>Forêt sur plateau</td><td>50</td><td>147</td><td>34</td><td rowspan="2">29</td><td></td><td rowspan="3">21</td></tr>
<tr><td>Forêt des éboulis et lapiaz</td><td>48</td><td>138</td><td>19</td><td rowspan="2">54</td></tr>
<tr><td>Végétation des tsingy</td><td>39</td><td>92</td><td>16</td><td></td></tr>
</table>

Il nous a paru intéressant de comparer la composition floristique de ces trois faciès, pour cela il n'a pas été tenu compte des espèces rares, c'est-à-dire présentes seulement dans 1, 2 ou 3 relevés et avec une abondance faible (moins de huit individus). 173 espèces ont été retenues, leur regroupement lors de l'analyse a permis de faire apparaître 21 espèces communes à l'ensemble. Elles se retrouvent dans 40 à 75 % des relevés avec une abondance variable. Cette base floristique nous permet de penser qu'il s'agit d'une même formation végétale même si une première vision donne l'impression d'une relative hétérogénéité.

Pour faire apparaître les préférences écologiques éventuelles de ces espèces, nous avons utilisé leur abondance dans les différents faciès. La comparaison de leur abondance relative dans chacun d'eux montre que pour *Neoharmsia baronii*, *Neobeguea ankaranensis*, *Clerodendrum nudiflorum*, *Diospyros natalensis*, *Poupartia sylvatica* et *Amorphophallus hildebrandtii*, la variation est faible. Ces espèces semblent peu sensibles aux modifications du milieu. Par contre *Commiphora arafy*, *Delonix boiviniana*, *Nesogordonia ambalabeensis* et *Turraea sp.*, montrent une préférence nette pour les sols plus développés. Ce sont des espèces arborescentes de grande taille à l'exception de *Turraea sp.*, arbustif. Des espèces trouvent dans les éboulis le milieu qui leur convient le mieux (*Cordyla madagascariensis*, *Commiphora grandifolia*, *C. stellulata*, *Leea guineensis*, *Adenia firingalavensis*, *Strychnos madagascariensis*), espèces arbustives à l'exception de *Cordyla*, arbre de plus de 10 m de haut. Quelques espèces, particulièrement bien adaptées, semblent très liées aux zones de roches nues, comme *Asparagus vaginallus*.

La comparaison de la composition floristique des faciès 2 à 2 montre que le faciès d'éboulis et lapiaz peu évolués semble plus proche des zones de tsingy avec 54 espèces communes, que de la forêt sur plateau avec seulement 29 espèces communes. Ces 54 espèces n'apparaissent pas ou seulement très exceptionnellement sur le plateau comme *Pandanus biceps*, *Commiphora pervilleana*, *Delonix* aff. *velutina*, *Protorhus humbertii*, *Ficus reflexa* et *Diospyros vescoi*.

La forêt dense sèche de cette zone du massif de l'Ankarana comporte une base spécifique qualitativement réduite mais quantitativement bien représentée. A l'intérieur, les différents faciès liés aux facteurs édaphiques sont caractérisés par des groupes d'espèces différentielles. Le faciès de la forêt sur plateau se distingue nettement des faciès d'éboulis et de tsingy à composition floristique plus proche. Le milieu d'éboulis semble représenter un faciès de transition avec des espèces du plateau, des espèces des tsingy et des espèces qui lui sont propres. Observées plus en détail ces zones apparaissent comme une imbrication de conditions écologiques différentes où l'importance du sol est difficile à évaluer en raison des affleurements rocheux plus ou moins entassés.

La composition floristique ne peut rendre compte que partiellement de l'aspect de cette forêt dont la physionomie change en relation avec les modifications édaphiques. La forêt dense sèche a son aspect caractéristique sur le plateau, où le sol est moyennement développé ; elle devient moins haute et plus claire sur les éboulis et lapiaz peu évolués avec un sol d'importance variable et souvent faible. Quant au tsingy où le sol est quasi inexistant, il est couvert d'une végétation en mosaïque avec un appauvrissement spécifique, une diminution de la taille et d'importantes modifications morphologiques et biologiques.

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

Ces adaptations vont contribuer à la physionomie et à la reconnaissance des divers faciès forestiers. KOECHLIN et al. (1974) les ont bien décrites et nous ne ferons ici que les associer aux espèces étudiées. Les adaptations sont peu marquées en forêt dense sèche sur plateau et ne concernent que peu d'espèces ; elles sont nombreuses, variées, et touchent près d'un tiers des espèces de la forêt en mosaïque sur tsingy, étant rendues nécessaires pour survivre dans ces milieux extrêmes.

De nombreuses plantes de cette forêt dense sèche ont des feuilles dures, épaisses, luisantes, en particulier les quelques espèces à feuilles persistantes comme *Tarenna sp.*, *Pycnocoma ? reticulata* et plusieurs *Diospyros*, caractère qui s'accompagne parfois d'un enroulement de la feuille.

Le sous-bois forestier comporte peu d'herbacées mais de nombreux géophytes à cycle végétatif court : *Rhodocodon calcicolus*, *Amorphophallus hildebrandtii*, *Tacca ankaranense*, les espèces du genre *Aulotandra* et *Chlorophytum sylvestre*. Ils ne sont visibles que pendant deux ou trois mois, parfois moins longtemps. La pachycaulie et la crassulescence sont peu répandues dans les zones véritablement forestières. *Hildegardia erythrosiphon*, *Delonix* aff. *velutina*, *Adansonia madagascariensis* sont des arbres à tronc bouteille ; des lianes du genre *Adenia* et les *Cyphostemma* ont une tige gonflée et épaissie à la base ; *Lomatophyllum prostratum* et les Orchidaceae du genre *Oeceoclades* ont des feuilles épaisses ; quant à *Vanilla humblotii*, il grimpe et s'enroule grâce à une tige très charnue. Dans le milieu ripicole des tsingy, plusieurs espèces cumulent les caractères de crassulescence pour les feuilles, pachycaulie pour le tronc, par exemple *Cyphostemma sp.* qui, avec un court tronc tordu dans les rochers pouvant atteindre 1 m de haut sur 20 cm de diamètre, porte des branches non lianescentes à feuilles charnues vert bleu. Il en est de même pour *Adenia lapiazicola*, espèce nouvelle décrite plus loin. On retrouve des bases pachycaules chez des lianes des familles des Cucurbitaceae, des Vitaceae et chez *Pachypodium decaryi*, *Uncarina sp.* ou *Euphorbia pachypodioides* et un curieux *Impatiens sp.* qui se développe dans les fissures ombragées. En juin, après la fin de la floraison, ce dernier perd d'abord ses feuilles et dans un deuxième temps la partie supérieure grêle de la tige se détache. Il ne reste qu'une base conique renflée qui se ride en attendant la prochaine saison des pluies. Signalons enfin la spinescence qui existe chez plusieurs arbres : *Erythrina ankaranensis*, *Mimosa lapiazicola*, *Zanthoxylum decaryi*, des arbustes tels que *Pandanus biceps*, *Pachypodium rutenbergianum* et des chaméphytes : *Asparagus vaginellatus* et *Euphorbia pachypodioides*.

Ces observations montrent que le massif de l'Ankarana est occupé par une forêt dense sèche pluristratifiée, dominée par des ligneux en particulier les genres *Dalbergia*, *Hildegardia* et *Commiphora* choisis par HUMBERT (1965) pour caractériser cette forêt sur karst appartenant aux formations de la « série à *Dalbergia*, *Commiphora*, *Hildegardia* ». Le rythme de la végétation est conditionné par l'existence de deux saisons bien marquées. Ces caractères se retrouvent dans tous les massifs calcaires du domaine de l'Ouest.

Cette forêt apparaît en fait comme un assemblage complexe de physionomies végétales en relation avec une variation continue du facteur édaphique dont le rôle est primordial. L'existence d'une communauté végétale liée à un substrat spécifique ici le calcaire (DU PUY & MOAT 1996), et le rôle déterminant des conditions édaphiques sont confirmés par l'observation, sous les mêmes conditions climatiques, de la forêt sèche sur sol basaltique, située le long de la paroi Nord de l'Ankarana et dans le canyon forestier. La futaie, plus haute, atteint 20 à 25 m ; la caducité du feuillage est moins importante (30 à 50 % seulement) et plus tardive puisque les feuilles ne commencent à tomber que fin juin. Le sous-bois est réduit et compte une grande abondance de lianes. La composition floristique est différente ; nous y avons reconnu parmi les plus grands arbres plusieurs *Dalbergia*, *Zanthoxylum tsihanimposa* et *Canarium madagascariensis*. Les zones de contact entre les deux formations sont toujours très étroites, tout au plus quelques mètres. La limite apparaît très nettement lorsqu'on peut

avoir une vue panoramique sur une partie du massif.

L'étude floristique de l'Ankarana reste parcellaire et incomplète. La végétation des dépressions, couloirs et canyons n'y a pas été étudiée, pas plus que celle des buttes de calcaire crayeux très poreux, de 20 à 30 m d'altitude, qui surplombent le plateau ; encore faut-il les atteindre ! Il n'est pas possible sans travaux complémentaires d'étendre les résultats obtenus à l'ensemble du massif. La partie Sud, d'altitude plus basse, morcelée en blocs séparés et située à seulement 5 km du rivage a certainement des particularités très marquées. La comparaison de nos récoltes avec les échantillons des herbiers de Paris (P), Tananarive (TAN) et du Centre Technique Forestier (TEF) récoltés en d'autres points du massif montre une concordance qui permet de penser que bon nombre d'espèces se retrouvent lorsque les conditions sont similaires. Il est à noter que les collectes ont augmenté depuis 1991, en particulier avec l'intervention du Missouri Botanical Garden et du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, mais elles doivent être organisées de manière à ne pas toujours prospecter les mêmes zones, dans le but d'avoir une vision globale de la végétation du Massif. Le grand intérêt de celui-ci est lié à la présence d'espèces localement endémiques et de nombreuses nouveautés taxonomiques sont encore à découvrir ; en sont témoins les trois nouvelles espèces décrites ci-dessous.

UNE NOUVELLE ESPÈCE DE *CHLOROPHYTUM* (LILIACEAE)

Dans la Flore de Madagascar PERRIER DE LA BÂTHIE (1938) décrit 13 espèces de *Chlorophytum* réparties en 2 groupes :

— premier groupe : filets souvent renflés, papilleux ; périanthe souvent verdâtre ; loges ovariennes pauciovulées (2 à 5 ovules) ; port habituel de *Chlorophytum*.

— deuxième groupe : filets glabres plats, jamais renflés au milieu ; périanthe d'un blanc pur ; loges ovariennes à ovules nombreux ; port d'*Anthericum*.

MARAIS & REILLY (1978) ont adjoint à ces 13 espèces, 4 espèces auparavant rangées dans le genre proche *Anthericum*. Une nouvelle espèce est décrite ci-dessous, elle appartient sans conteste au groupe 1 décrit par PERRIER DE LA BÂTHIE, ce qui porte à 18 le nombre d'espèces de *Chlorophytum* connues à ce jour à Madagascar.

Chlorophytum sylvestre Bardot-Vaucoulon, **sp. nov.**

A C. granitico H. Perrier, *foliis 2 vel 3 tantum, saepius prostratis, laminis brevissimis latissimisque, ovalibus vel oblongis, nervis utrinque minus quam 17, ovariis loculis semper 1-ovulatis, ovula aliquando non evolventi, semine hilo sub-mediano differt.*

TYPE. — *Bardot-Vaucoulon 383*, Madagascar, plateau calcaire de l'Ankarana, zone du Lac Vert (12°52'S, 49°08'E), sol argileux sous forêt, jan. 1991, fl., fr. (holo-, P! ; iso-, P!, TAN!).

Géophyte de 15 à 40 cm de hauteur ; racines fasciculées, charnues, tuberculées fusiformes mélangées à quelques racines fibreuses. Feuilles ovales à oblongues, 9-16 × 2-5 cm, peu nombreuses (2 ou parfois 3) souvent étalées sur le sol, parfois dressées ; limbe à 8 à 16 paires de nervures bien visibles sur les deux faces, face inférieure à aspect gaufré entre les nervures, aiguë au sommet, terminée par une courte pointe, base engainante, courte, 1-3 × 0,3-0,8 cm.

Inflorescence simple ou ramifiée en 3 à 4 branches ; pédoncule de 7 à 20 cm, muni de 2 bractées triangulaires aiguës de 3-5 × 1-2 mm ; grappe de 10 à 17 cm à fleurs fasciculées par 2 à 5 ; rachis couvert de petites papilles blanches ; bractées larges à la base, triangulaires, 2,2-3,5 × 2 mm, violacées, trinerves, dont la taille diminue de la base vers le sommet de la grappe ; pédicelle 4,5 × 0,2 mm, articulé à 2 mm de la base, à section triangulaire sur le sec ; périanthe de 4 mm de longueur à segments sub-égaux, trinerves ; sépales de 4 × 0,6 mm ; pétales de 4 × 0,8 mm blanc verdâtre, devenant violacés en vieillissant ; étamines égales, plus courtes que le périanthe ; filet tordu à la base, papilleux et renflé à partir du tiers inférieur ; anthères 1 mm, oblongues, jaune vert, médifixes ; ovaire 1 à 1,5 mm de diamètre, trigone, à loges uniovulées ; style filiforme de 3,5 mm. Capsule

2,5 × 3,5 mm, triquètre, à 3 graines noires, plates, réniformes, 3 × 2 mm, test très finement granuleux, échancré au milieu du bord interne, la radicule formant une saillie conique au fond de l'échancrure. — Fig. 6.

PARATYPE. — *Humbert 18980*, Madagascar, collines et plateaux calcaires de l'Ankarana, Est d'Ambondrofe, vallon à sol argilo-calcaire, 300 m, fl., déc. 1937-jan. 1938 (P!).

ÉCOLOGIE. — Cette espèce géophyte marque une préférence pour les sols argilo-calcaires mélangés de rochers, en sous-bois clairsemé de forêt tropophile ou dans des creux de vallon. Elle se développe à la saison des pluies et fleurit abondamment en janvier.

NOTES. — Les échantillons de *Chlorophytum sylvestre* en début de floraison, récoltés par

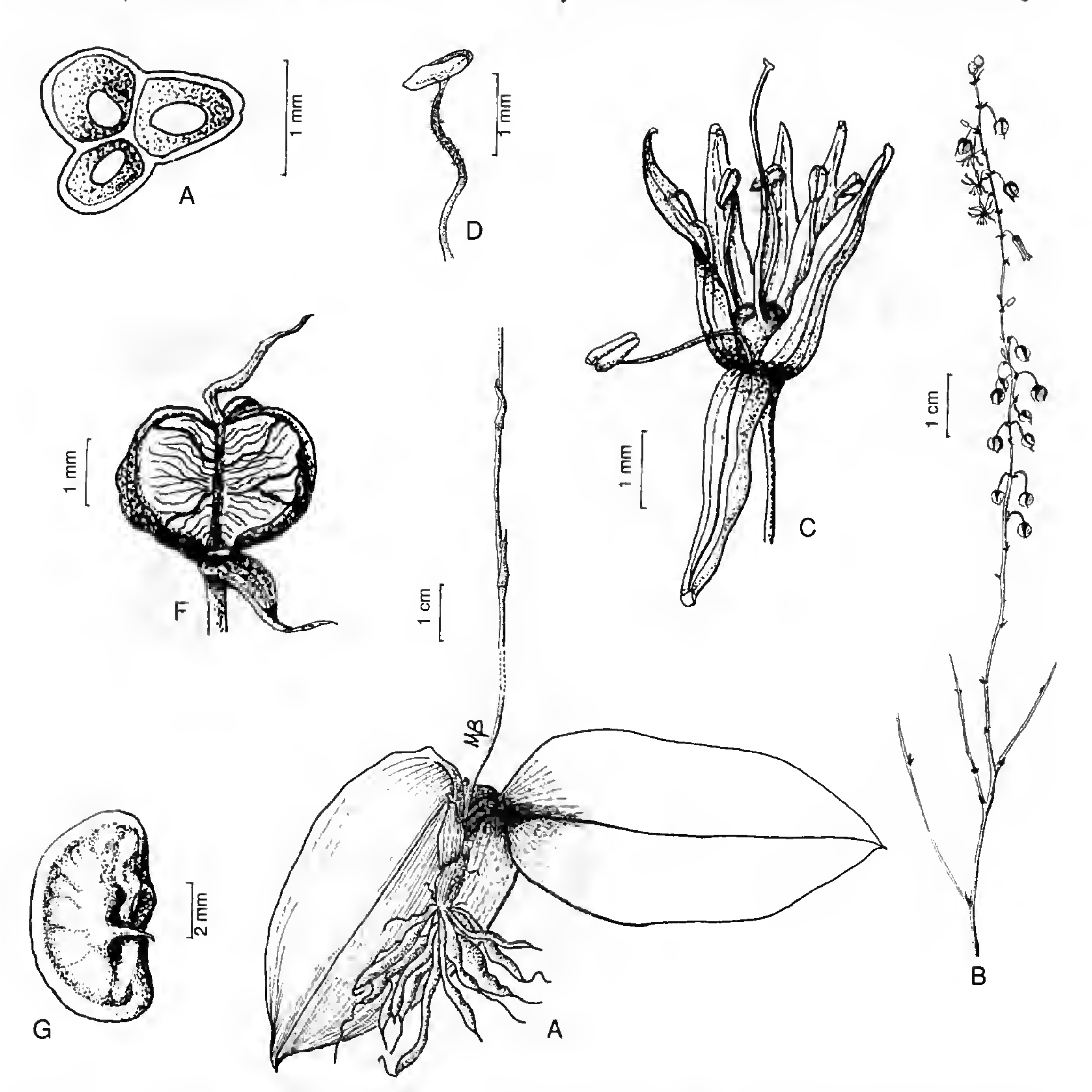


Fig. 6. — ***Chlorophytum sylvestre*** Bardot-Vaucoulon : **A**, partie souterraine et feuilles ; **B**, inflorescence ; **C**, fleur partiellement ouverte ; **D**, détail d'une étamine ; **E**, coupe transversale de l'ovaire ; **F**, capsule ; **G**, graine. (*Bardot-Vaucoulon 383*, P).

HUMBERT sont accompagnés d' une note descriptive assez complète soulignant ses affinités avec *C. graniticum* H. Perrier. En effet ces deux espèces présentent la même allure générale et une morphologie florale assez proche. Le matériel complémentaire que nous avons récolté dans ce même massif montre que plusieurs caractères séparent les deux espèces. *Chlorophytum sylvestre* est caractérisé par ses feuilles peu nombreuses, le plus souvent deux, opposées, assez larges et étalées sur le sol alors que *C. graniticum* a des feuilles nombreuses, dressées, oblancéolées et plus étroites (15-20 mm) ; ses inflorescences plus ramifiées ; ses étamines jaunes aussi longues ou plus courtes que le périanthe. Mais la différence la plus remarquable concerne l'ovaire à loges uniovulées, ce qui constitue une exception chez les *Chlorophytum*. Les loges sont bi-ovulées chez *C. graniticum* et pauci- ou multi-ovulées dans les autres espèces du genre. La graine réniforme présente une échancrure et un hile sud-médian caractéristique.

UNE DEUXIÈME ESPÈCE MALGACHE DU GENRE *TACCA* (TACCACEAE)

Dans la Flore de Madagascar PERRIER DE LA BÂTHIE (1950) retient deux espèces de *Tacca* : *T. pinnatifida* J.R. & G. Forst. et *T. artocarpifolia* Seem. Lors de la révision de l'ensemble des Taccaceae, famille monogénérique (DRENTH 1972), les nombreuses espèces décrites précédemment, en raison de la grande variabilité des formes, sont ramenées à dix : huit indomalaises, une sud-américaine et une (*T. leontopetaloides* (L.) Kuntze) largement répandue en milieu tropical de l'Afrique de l'Ouest jusqu'à l'île de Pâques y compris à Madagascar. Plus récemment, en 1982, LING & TING décrivent une nouvelle espèce récoltée en Chine : *T. subflabellata*.

Tacca leontopetaloides, qui réunit les deux espèces précédemment retenues par PERRIER DE LA BÂTHIE, est très fréquente à Madagascar. La plante décrite ci-dessous, récemment récoltée dans le massif de l'Ankarana, présente bien les caractères du genre *Tacca* mais se distingue très nettement de *T. leontopetaloides* par sa petite taille et la forme de ses feuilles. Elle est également distincte des espèces indomalaises par l'existence de deux bractées filiformes qui s'ajoutent aux bractées de l'involucre entourant l'inflorescence.

Tacca ankaranensis Bardot-Vaucoulon, **sp. nov.**

A T. parkeri Seem., *quoque cum filiformibus bracteis 2 basi inflorescentiae, inopinate palmatilobatis foliis atque a* T. leontopetaloides (L.) Kuntze *filiformibus bracteis non multis, foliorum lobis non pinnatifidis, manitudine parvissima differt.*

TYPE. — *Bardot-Vaucoulon 342*, Madagascar, plateau calcaire de l'Ankarana, zone du Lac Vert (12°52'S, 49°08'E), 150 m, fl., déc. 1990 (holo-, P! ; iso-, TAN!).

Géophyte de petite taille, inférieure à 30 cm ; partie souterraine non vue. Une à deux feuilles à pétiole costulé, surtout sur les 2/3 inférieurs, de 15-25 × 0,2 cm ; limbe cordé, de 15 × 10 cm palmatilobé : trois lobes eux-mêmes divisés en 2 ou 3, lobes larges à extrémité rétrécie subacuminée, 0,6-0,7 × 0,3-0,5 mm.

Hampe florale de 15-25 cm, portant une inflorescence de 8-12 fleurs, entourée d'un involucre de 4 bractées vert pourpre, décussées, sessiles, ovales-lancéolées, aiguës au sommet, à 7-11 nervures bien visibles, les deux externes petites, 1,5-2 × 0,5-1 cm, les deux internes plus larges, 1,5-3,5 × 1-2 cm, atténuées à partir du tiers inférieur. Deux bractées filiformes persistantes, vert violacé, de 5-10 cm × 0,5 mm, situées en face des bractées externes. Boutons floraux globuleux ; pédicelles de 2-3 cm × 0,5 mm ; fleurs de 1,5 cm de diamètre ; pièces du périanthe vert violacé, foncées, soudées en tube sur le tiers de leur longueur, les lobes externes de 1,1 × 0,4 cm à apex arrondi, les lobes internes de 1 × 0,5 cm à apex émarginé ; étamines à filets soudés au périanthe sur 3 mm, partie libre de 2 × 2 mm, repliée en casque et recouvrant les loges des anthères de 1.5 × 0,5 mm ; pas de disque bien différencié ; ovaire de 3 × 1,5 mm, couvert de très petites glandes ; style court et épais portant à sa base une couronne de poils glanduleux, terminé par 3 lamelles stigmatiques rabattues, bifides, de 2 × 2 mm. Fruit pyriforme, 1,5-2 × 1-1,3 cm, marron, peu charnu, indéhiscent, portant à sa partie supérieure les restes de la fleur ; graines

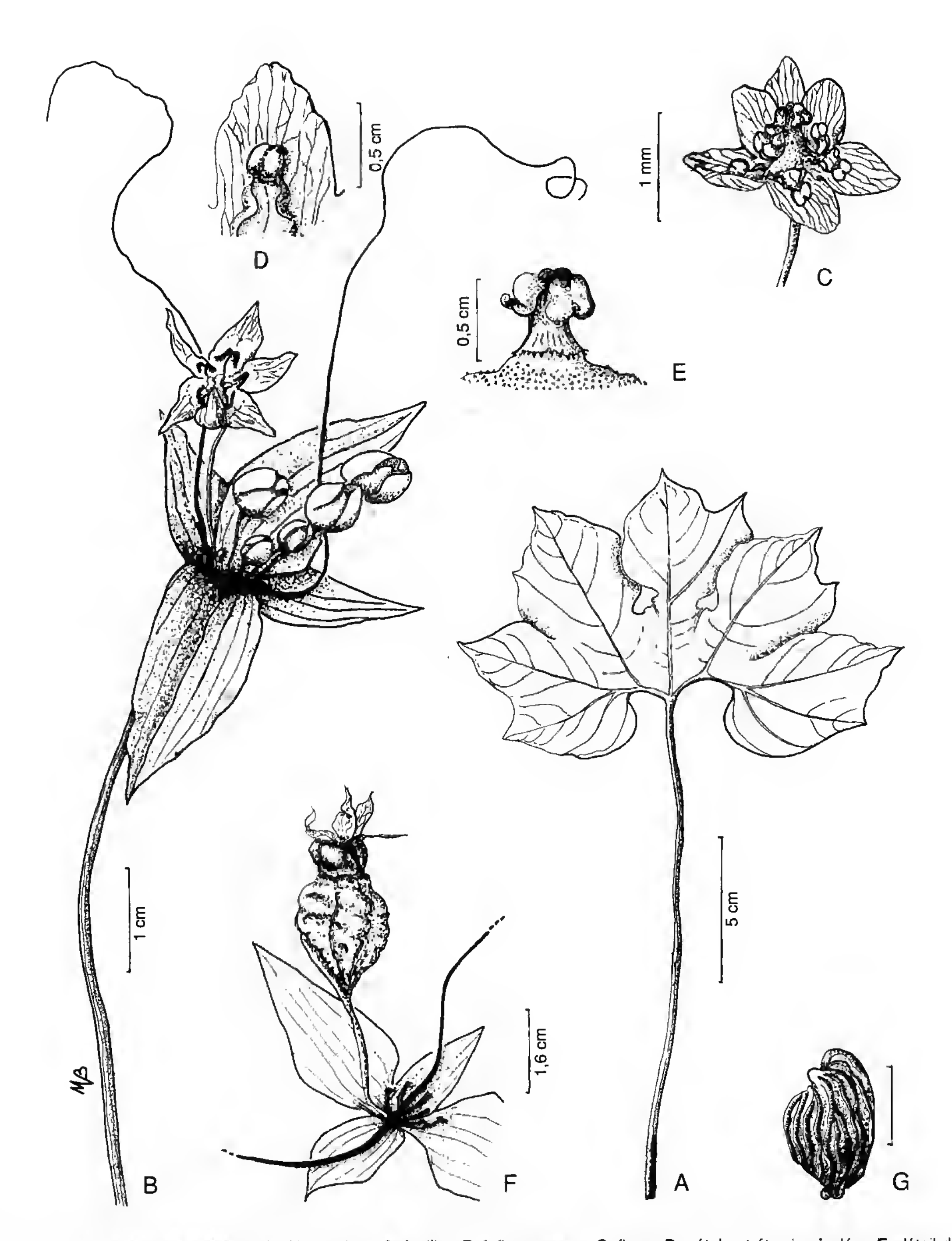


Fig. 7. — ***Tacca ankaranensis*** Bardot-Vaucoulon : **A**, feuille ; **B**, inflorescence ; **C**, fleur ; **D**, pétale et étamine isolés ; **E**, détail du style et de l'ovaire ; **F**, fruit et reste de l'inflorescence ; **G**, graine. (*Bardot-Vaucoulon 396*, P).

nombreuses, jaune marron, 4,5 × 3 × 3 mm, 15-17-costulées. — Fig. 7.

PARATYPE. — *Bardot-Vaucoulon 396*, Madagascar, plateau calcaire du massif de l'Ankarana, 180 m, fr., 1 déc. 1990 (P!, TAN!).

ÉCOLOGIE. — *Tacca ankaranensis* a été récolté entre 150 m et 200 m d'altitude en sous-bois de forêt tropophile sur calcaire. Les plantes sont localement abondantes sur un sol argilo-calcaire peu profond, peu pentu et très caillouteux mais les stations sont rares. La période de végétation, pendant laquelle la plante est visible, s'étend de fin novembre à février-mars.

NOTES. — *Tacca ankaranensis*, par l'organisation de son inflorescence comportant 4 bractées bien développées auxquelles s'ajoutent deux bractées filiformes situées entre les bractées internes et sur le même rang, se rapproche de l'espèce sud-américaine *T. parkeri* Seem. Cette espèce, de petite taille également, possède 1 ou 2 bractées surnuméraires mais plus courtes et plus épaisses, ce caractère ne se rencontrant dans aucune des 10 autres espèces. Par contre les feuilles sont différentes : palmatilobées pour *T. ankaranensis*, pennatifides pour *T. parkeri*. Les fruits sont pyriformes ; les graines, à section triangulaire et côtes marquées, sont plus courtes et plus renflées que celles de *T. parkeri* et proches de celles de *T. leontopetaloides*, présent à Madagascar. Chez ces deux espèces malgaches on note également la présence de poils glandulaires sur l'ovaire et la base du style. La partie souterraine n'a pas pu être observée alors que DRENTH (1972) signale que sa position et son mode de croissance sont des caractères intéressants dans la systématique du genre.

UN *ADENIA* (PASSIFLORACEAE) NOUVEAU, A PORT REMARQUABLE

La famille des Passifloraceae est représentée à Madagascar par 4 genres : *Adenia* Forssk., *Paropsia* Noronha ex Thouars, *Deidamia* Noronha ex Thouars et *Passiflora* L. (introduit). Le genre *Adenia*, le plus riche en espèces, connu dans l'île depuis 1857 (TULASNE), a été étudié par PERRIER DE LA BÂTHIE (1945) pour la Flore de Madagascar et des Comores. En 1970 DE WILDE lors de la préparation de la monographie de ce taxon, examine les nombreux échantillons collectés et retient 21 espèces, toutes endémiques, appartenant à deux sections (DE WILDE 1971). La section *Microblepharis* (Wight & Arn.) Engl. (groupe 1 de PERRIER DE LA BÂTHIE) à réceptacle aussi large que haut, ne compte qu'une seule espèce : *A. densiflora* (Baker) Harms. Toutes les autres espèces caractérisées par des fleurs à réceptacle tubulaire appartiennent à la section *Adenia* (groupe 2 de PERRIER DE LA BÂTHIE). La plupart des espèces malgaches sont pourvues d'un tubercule renflé hypogé ou épigé et d'une tige lianescente munie de cirrhes.

Une nouvelle récolte provenant du Massif de l'Ankarana, malgré la grande originalité de port de l'individu (Fig. 8 et 9), tronc multicaule dépourvu de cirrhes, présente les caractères floraux du genre *Adenia*. La forme longuement tubulée du réceptacle permet de la rattacher à la section *Adenia*.

Adenia lapiazicola Bardot-Vaucoulon, **sp. nov.**

A. perrieri Claverie, A. monodelpham H. Perrier, A ecirrosam De Wilde, A. epigeam H. Perrier *includentis gregis foliorum glandularum positione affinis, penitus habitu differt.* A. ecirrosa De Wilde, *erecto habitu propinqua, sed pluricauli ramoso trunco, ramulis contractissimis cum brevissimis internodiis, magnis integris foliis, differt.*

TYPE. — *Bardot-Vaucoulon 135*, Madagascar, massif de l'Ankarana, fissure du « tsingy » du Lac Vert, 170 m, 6 oct. 1990, fleur mâle (holo-, P! ; iso-, TAN!).

Arbrisseau dioïque, multicaule, dressé, atteignant 3 m de hauteur, tronc de 15 cm de diamètre environ, branches massives, dressées, bois mou et spongieux, écorce grise, mince, ridée, lenticellée ; pas de vrilles ; entre-nœuds très courts, 1-2 cm, rameaux florifères axillaires très courts, 2,5 mm ; les feuilles de la base des rameaux peuvent être réduites à leurs glandes uniquement. Feuilles caduques, épaisses, plus ou moins crassulescentes, bleu-vert dessus, vert-gris mat en des-

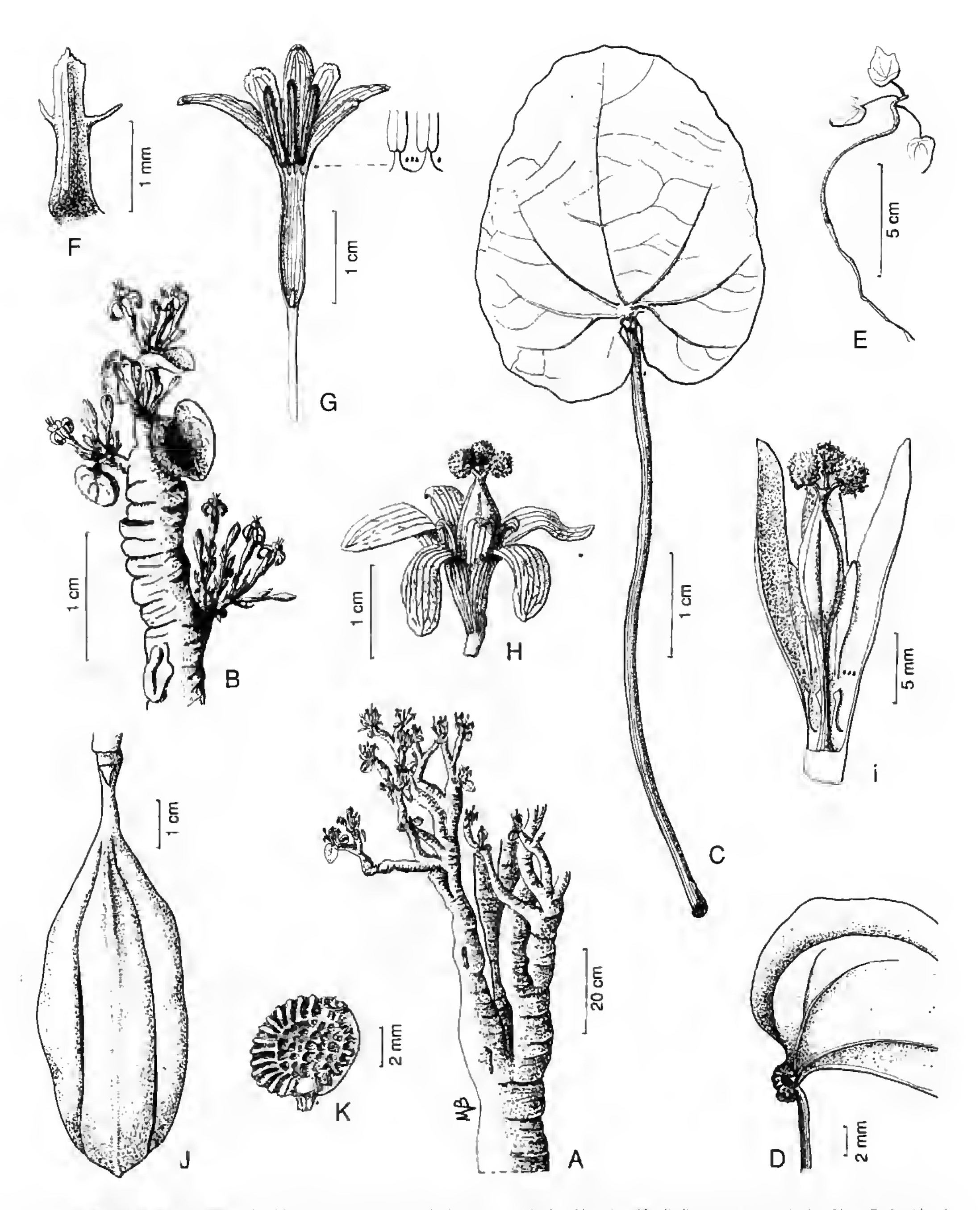


Fig. 8. — ***Adenia lapiazicola*** Bardot-Vaucoulon : **A**, port de la plante, pied mâle ; **B**, détail d'un rameau, pied mâle ; **C**, feuille, face supérieure , **D**, glandes vues de profil ; **E**, plantule ; **F**, bractée ; **G**, fleur mâle, section longitudinale et détail de la couronne supérieure ; **H**, fleur femelle, vue externe ; **I**, fleur femelle, section longitudinale ; **J**, fruit ; **K**, graine. (*Bardot-Vaucoulon 135*, P).

sous, entières, cordées à la base, sommet arrondi émarginé et mucroné, limbe 7-15 × 5,5-12 cm, 5 nervures principales saillantes à la face inférieure, nervures secondaires en réseau très visible face inférieure, marge entière, sur certaines jeunes feuilles présence de poils courts, cireux, blancs ; pétiole long, 5,5-18 cm × 1,5-3 mm, strié longitudinalement ; glandes 2 à la base de la feuille, 2 mm de diamètre, à bord plissé, avec une dépression cratériforme au centre, plus ou moins confluentes sur la partie médiane antérieure du pétiole correspondant à la base faiblement peltée de la feuille visible sur les jeunes plantules, pas d'autres glandes sur le limbe ; stipules marron, triangulaires, pointues, longues de 0,5 mm.

Inflorescences mâles très nombreuses portées par des rameaux épais à entre-nœuds très courts ; pédoncule court, axillaire des feuilles qui apparaissent pendant la floraison ; inflorescences contractées, de 2 à 5 fleurs ; bractées triangulaires, 2 × 0,5 mm, extrémité acuminée et dentée, portant latéralement 2 pointes égales au tiers de la longueur totale. Fleur mâle odorante, de 3-4 cm de longueur, pédicelle long, 1,3-2 × 0,1 cm, tube 7-15 × 2-3 mm ; sépales verts, réfléchis à l'anthèse, 10-12 × 4 mm, oblongs, sommet obtus, denté, recourbé, 8-nervés ; pétales blancs, 8-10 × 2-3 mm, 3-nervés, sommet denté, bord ondulé, le tiers supérieur récurvé à maturité ; étamines à filets soudés au réceptacle sur 2 mm, libres sur 1 mm ; anthères longues et fines, 7,5 × 1 mm, obtuses ; couronne réduite à de petits épaississements dentés, insérés sur un mince bourrelet au niveau de la base des pétales ; pas de disque inférieur ; ovaire rudimentaire de 2 mm de longueur. Inflorescences femelles peu nombreuses, de 1-3 fleurs, portées par des rameaux plus allongés que pour les inflorescences mâles ; fleurs femelles de 2,2 cm de longueur, pédicelle court, 2 × 1,5 mm, tubes de 12 × 2,5 mm ; sépales verts, 24 × 5 mm, 8-nervés, se repliant vers l'extérieur ; pétales plus courts, blancs, 12,5 × 2 mm, 3-nervés, récurvés ; couronne supérieure identique à celle des fleurs mâles, pas de couronne inférieure ; staminodes écailleux, 2,2 mm de longueur soudés au tube sur 1,2 mm ; ovaire fusiforme, 10 × 3 mm, porté par un long gynophore, 5 × 1 mm, style réduit, divisé en 3 branches de 3 mm terminées chacune par un stigmate arrondi très papilleux. Fruits peu nombreux, bleu vert, gynocarpe 1-2 × 0,4 cm, capsule allongée, 8-10 × 4 cm, à sommet pointu, péricarpe coriace, déhiscent en 3 valves, 3 placentas, contenant une trentaine de graines, de nombreuses graines avortées étant visibles ; graine arrondie à subovale, comprimée, 6-7 mm de diamètre, 1-1,5 mm d'épaisseur, funicule court 2-3 mm, côtes et aréoles très marquées et profondes. — Fig. 8, 9.

PARATYPES. — *Bardot-Vaucoulon 87*, Madagascar, massif de l'Ankarana, tsingy du Lac Vert (12°52'S, 49°08'E), rochers lapiazés à végétation ripicole clairsemée, 170 m, 3 juin 1989, stér. (P!) ; *88*, ibid., oct. 1989, fl. mâle (P!, TAN!) ; *134*, ibid., 6 oct. 1990, fl. femelle (P!, TAN!) ; *134 bis*, ibid., 6 oct. 1990, fr. (P!) ; *421 bis*, ibid., 2 mars 1991, plantule (P!).

ÉCOLOGIE. — La plante se développe dans les lapiaz calcaires du massif de l'Ankarana, au lieu dit Tsingy du Lac Vert qui domine de plus de 100 m le lac situé dans un effondrement en contrebas. Les fissures dans lesquelles pousse cet *Adenia* sont remplies d'un peu d'humus seulement et parfois aucun sol n'est visible. La partie souterraine, compte tenu du milieu ripicole, est inconnue. La floraison, abondante et odorante, surtout pour les pieds mâles, a lieu en octobre, les fruits se développent d'octobre à décembre. Les feuilles crassulescentes apparaissent pendant la floraison et n'atteignent leur taille définitive qu'en décembre. Elles jaunissent fin-mai début-juin.

Cette espèce, très localisée, n'est connue que par une quinzaine d'individus dans un périmètre de quelques dizaines de mètres carrés. Deux pieds : un mâle et une femelle sont plus grands et sans doute plus anciens que les autres. Ils semblent constituer les pionniers de ce petit peuplement. Des plantules, observées en mars à la base d'un pied femelle, aucune n'avait survécu en juin. Compte tenu du milieu particulièrement difficile (absence de sol et sécheresse extrême), les possibilités de germination et d'installation de nouvelles plantes sont réduites.

Les graines n'ont pas de dispositif permettant une dispersion par le vent, elles sont assez lourdes et vont germer à proximité des pieds déjà existants. La dissémination à distance se fait proba-

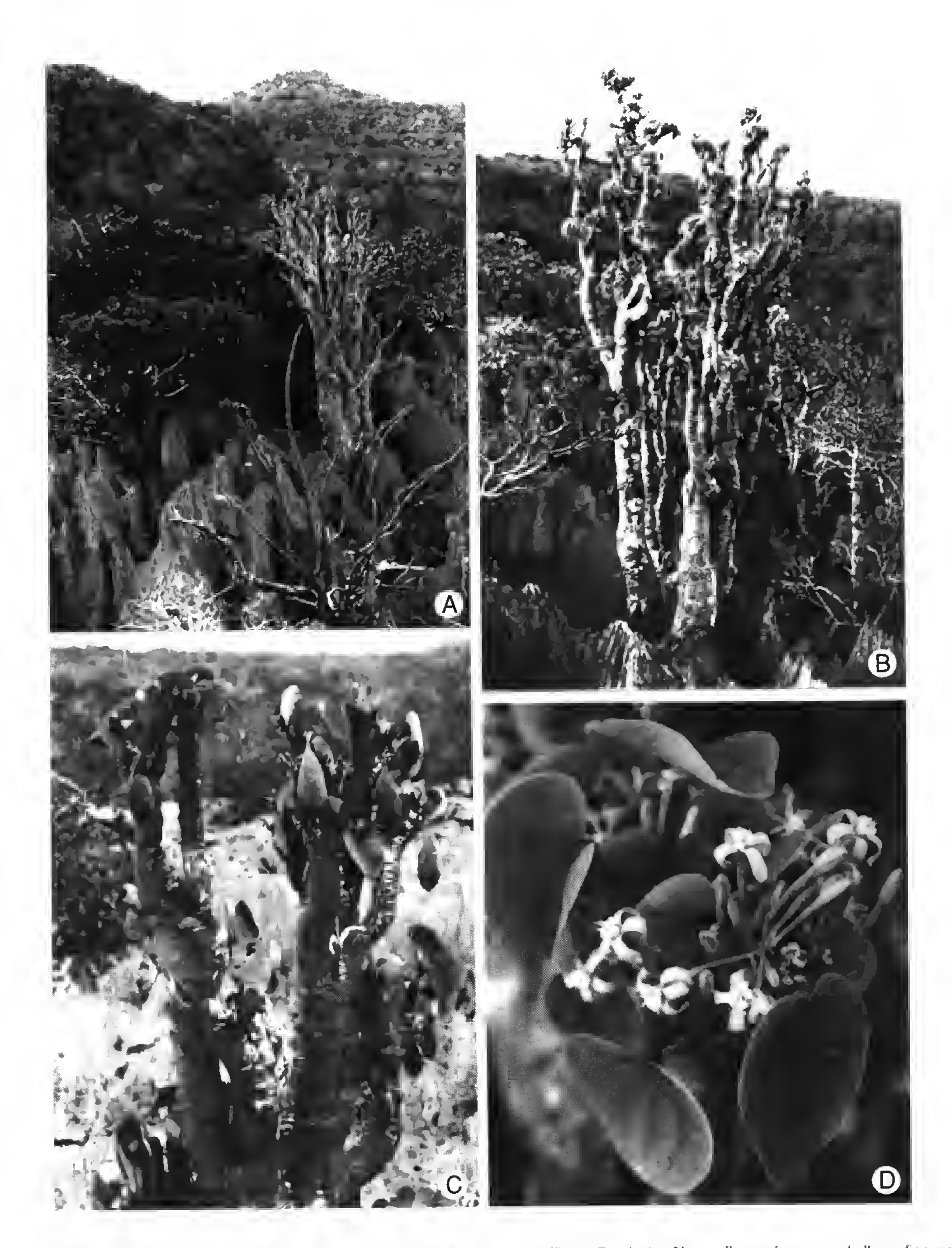


Fig. 9. — ***Adenia lapiazicola*** Bardot-Vaucoulon : **A**, la plante dans son milieu ; **B**, pied mâle en fleurs émergeant d'une fissure de lapiaz ; **C**. pied femelle portant des fruits et des jeunes feuilles ; **D**, détail de l'extrémité d'un rameau en cours de floraison. (*Bardot-Vaucoulon 135*, P).

blement par les animaux mais aucune observation n'a été faite dans ce domaine. *Adenia lapiazicola* existe peut-être dans d'autres zones de lapiaz de l'Ankarana mais nous ne l'avons pas trouvé à proximité ni dans les autres secteurs du massif plus brièvement visités.

NOTES. — Comme la plupart des autres espèces malgaches (DE WILDE 1970) *A. lapiazicola* est une microendémique. La seule station actuellement connue est située dans la province de Diégo Suarez au coeur des lapiaz du massif de l'Ankarana.

Les caractères des fleurs mâles, longuement tubulées, avec des étamines insérées près de la gorge du réceptacle, permettent de rattacher *A. lapiazicola* à un groupe comprenant *A. perrieri* Claverie, *A. monadelpha* H. Perrier, *A. ecirrosa* De Wilde, *A. epigea* H. Perrier, *A. refracta* (Tul.) Schinz, *A. peltata* (Baker) Schinz. La position des deux glandes à la limite du pétiole et du limbe est la même que pour les quatre premières espèces citées mais le reste de l'appareil végétatif est d'une grande originalité. Les espèces à port dressé, non lianescentes, sont peu nombreuses, autant en Afrique qu'à Madagascar. On ne retrouve ce caractère que chez *A. ecirrosa* du SW malgache. Toutefois, si l'absence de vrilles et le tronc épaissi les rapprochent, *A. lapiazicola* à un tronc pluricaule ramifié, à rameaux très contractés et noueux du fait d'entre-nœuds très courts (moins de 2 cm), alors que *A. ecirrosa* a un tronc unique de 2-3 mètres, peu ramifié, à branches courtes et entre-nœuds de 1-5 cm. Chez ce dernier les feuilles sont découpées en 3-5 lobes alors qu'elles sont grandes et entières chez *A. lapiazicola*. Tout en étant apparentées par plusieurs caractères floraux et végétatifs ces deux espèces sont tout à fait distinctes.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement les personnes ayant permis la réalisation de ce travail, en particulier le professeur Ph. MORAT pour l'accès au matériel, aux échantillons et à la documentation du Muséum national d'Histoire naturelle et pour ses remarques pertinentes, J. BOSSER pour sa constante bienveillance, son aide dans la rédaction des diagnoses et sa relecture attentive du manuscrit, Th. DEROIN pour la traduction en latin des diagnoses, ainsi que pour ses conseils et observations tant dans les descriptions des espèces, que dans la réalisation des planches de dessin et J.-N. LABAT & P.P. LOWRY II pour leurs remarques et corrections.

Notre reconnaissance va également à C. RAJEJARISON qui a guidé notre travail de recherche à Madagascar, A. RAKOTOZAFY qui nous a aidée dans la détermination de nos récoltes et P. VAUCOULON dont les qualités de dessinateur ont été mises à profit pour la réalisation des profils de végétation.

RÉFÉRENCES

BARDOT-VAUCOULON M. 1991. — *Analyse floristique et mise en évidence des groupes écologiques sur faciès karstique dans le massif de l'Ankarana (zone du Lac Vert).* Mém. de D.E.A. des Sciences Biologiques Appliquées, E.E.S.S. Université d'Antananarivo.

BESAIRIE H. 1936. — La géologie du Nord-Ouest de Madagascar. *Mém. Acad. Malg.* 21.

BESAIRIE H. 1972. — Géologie de Madagascar I. Les terrains sédimentaires. *Ann. géol. Madag.* 15..

CAMPBELL D.G & HAMMOND H.D. 1989. — *Floristic inventory of tropical countries.* New York Botanical Garden.

CAPURON R. 1952. — Compte rendu d'une tournée dans les forêts du Nord de Madagascar avec le professeur Humbert. *Bull. Acad. Malg.* 30 : 27-36.

CORNET A. 1974. — *Essai cartographique bioclimatique à Madagascar*, ORSTOM. Carte au 1/2 000 000 et notice 55.

CORNET A. & GUILLAUMET J.L. 1976. — Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., 11 : 35-40.

DAGUET Ph. & GODRON M. 1982. — *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés.* Masson, Paris.

DE WILDE W.J.J.O. 1970. — A survey of the species of the genus *Adenia* (Passifloraceae) in Madagascar with some new combinations, the description of some new taxa and a Key to the species. *Adansonia*, sér. 2, 10 : 111-126.

DE WILDE W.J.J.O. 1971. — A monograph of the genus *Adenia* Forssk. (Passifloraceae). *Meded Landbouwhoogeschool* 71 : 1-281.

DRENTH E. 1972. — A revision of the family Taccaceae. *Blumea* 20 : 367-406.

DUFLOS J. 1968. — Bilan des explorations biospéléologiques pour l'année 1968 à Madagascar. *Rev. Géog.* 12 : 155-172.

DUFLOS J. 1988. — *Cartographie souterraine de l'Ankarana.* Communication à la section d'Antsiranana de l'Académie malgache. Doc. ronéo.

DUFLOS J. & DE SAINT OURS J. 1967. — Résultats hydrogéologiques des explorations souterraines dans le karst de l'Ankarana. *C. R. Sem. Géol.*, Tananarive.

DU PUY D. & MOAT J. 1996. — A refined classification of the vegetation types of Madagascar and their current distribution : 205-218, in LOURENZO W.R., *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.

GOUNOT M. 1969. — *Méthode d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris.

GUINOCHET M. 1973. — *Phytosociologie*. Coll. d'écologie I. Masson, Paris.

HUMBERT H. 1951. — Les territoires phytogéographiques du Nord de Madagascar. *C. R. Somm. Séances Soc. Biogéo.* : 176-184.

HUMBERT H. 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar, leur cartographie. *Année biol.* 31 : 195-204.

HUMBERT H. & COURS DARNE G. 1965. — Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques. au 1 000 000 et notice de la carte. *Trav. Sect. Sc. Techn. Inst. Fr.* Pondichéry, h.s., 6 : 46-78.

KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT Ph. 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.

LEANDRI J. 1936. — Le milieu et la végétation de la réserve naturelle de l'Antsingy (Madagascar). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 8 : 557-572.

LING P.P & TING C.T. 1982. — *Tacca subflabellata. Acta Phytotax. Sin.* 20 : 202.

MARAIS W. & REILLY J. 1978. — *Chlorophytum* and its related genera (Liliaceae). *Kew Bull.* 32 : 653-663.

MORAT Ph. 1969. — Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. *Cah. ORSTOM*, sér. biol., 10 : 117-132.

MORAT Ph. 1973. — Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar. *Mém. ORSTOM*, n° 68.

MORAT Ph. & LOWRY II P.P. 1997. — Floristic richness of the Africa-Madagascar region: a brief history and prospective. *Adansonia*, sér. 3, 19 : 101-115.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1938. — Liliacées. *Fl. Madag.* 40 : 1-47.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1945. — Passifloracées. *Fl. Madag.* 143 : 2-48.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1950. — Taccacées. *Fl. Madag.* 43 : 1-5.

ROSSI G. 1980. — *L'extrême nord de Madagascar*. Edissud, Aix en Provence.

WHITE F. 1983. — *The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompagny the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation map of Africa.* UNESCO, Natural Resources Research 20: 1-356.

Carte au 1/100 000 d'Ambilobe. I.G.N. annexe de Tananarive et Serv. géo. cart. de Mad., 1974.

LISTE FLORISTIQUE DES ESPÈCES CITÉES POUR LE MASSIF DE L'ANKARANA

ACANTHACEAE
Justicia sp., B-V 453

ANACARDIACEAE
Poupartia gummifera C. Sprague ex Jum.
Poupartia sylvatica H. Perrier
Protorhus humbertii H. Perrier

APOCYNACEAE
Cerbera venenifera (Poir.) Steud.
Pachypodium decaryi Poiss.
Pachypodium rutenbergianum Vatke

ARACEAE
Amorphophallus hildebrandtii (Engl.) Engl. & Gehrm.
Carlephyton madagascariensis Jum. *emend.* Buchet

ASCLEPIADIACEAE
Cynanchum phillipsonianum Leide & Meve
Sarcostemma sp., B-V 107

BALSAMINACEAE
Impatiens sp., B-V 445

BOMBACACEAE
Adansonia madagascariensis Baill.

BURSERACEAE
Commiphora arafy H. Perrier
Commiphora grandifolia Engl.
Commiphora pervilleana Engl.
Commiphora stellulata H. Perrier

COMBRETACEAE
Terminalia neotaliala Capuron
Terminalia belini Capuron
Terminalia calcicola H. Perrier
Terminalia leandriana H. Perrier

EBENACEAE
Diospyros analamerensis H. Perrier
Diospyros natalensis Brenan
Diospyros vescoi Hiern
Diospyros sp., B-V 308

ERYTHROXYLACEAE
Nectaropetalum sp., B-V 307

EUPHORBIACEAE
Adenochlaena leucocephala (Baill.) Müll. Arg.
Croton ankarensis Leandri
Croton elaeagni (Baill.)
Drypetes sp., B-V 199

Euphorbia ankarensis Boiteau
Euphorbia pachypodioides Boiteau
Euphorbia viguieri Denis var. *ankaranensis* Leandri
Omphalea sp., B-V 158
Pycnocoma ? reticulata (Baill.) Leonard

HERNANDIACEAE
Gyrocarpus americanus Jacq. fa. *tomentosus* Kubitzki

LEEACEAE
Leea guineensis G. Don var. *cuspidifera* (Baker) Desc.

LEGUMINOSAE
Albizia polyphylla E. Fourn.
Cordyla madagascariensis R. Vig.
Dalbergia humbertii R. Vig.
Delonix boiviniana (Baill.) Capuron
Delonix aff. velutina Capuron
Entada chrysostachys (Benth.) Drake
Erythrina ankaranensis Du Puy & Labat
Mimosa lapiazicola R. Vig.
Neoapaloxylon madagascariense (Drake) Rauschert
Noebarnsia baronii (Drake) R. Vig. ex Peltier
Ormocarpopsis aspera R. Vig.
Ormocarpum bernierianum Baill.
Pongamiopsis amygdalina (Baill.) R. Vig.

LILIACEAE
Asparagus vaginellatus Bojer ex Baker
Chlorophytum sylvestre Bardot-Vaucoulon
Crinum firmifolium Baker var. *geophilum* H. Perrier
Dracaena reflexa Lam.
Lomatophyllum prostratum H. Perrier
Rhodocodon calcicolus H. Perrier

LOGANIACEAE
Strychnos madagascariensis Poir.

MALVACEAE
Kolteletzkya retrobracteata Hochr.

MELIACEAE
Neobeguea ankaranensis J.-F. Leroy
Turraea sp., B-V 261

MONTINIACEAE
Grevea madagascariensis Baill.

MORACEAE
Antiaris toxicaria Lesch. subsp. *madagascariensis* (H. Perrier) C.C. Berg
Ficus reflexa Thunb. subsp. *reflexa* C.C. Berg

OCHNACEAE
Ochnella madagascariensis (DC.) H. Perrier

OLEACEAE
Chionanthus incurvifolius (H. Perrier) Stearn
Noronhia oblanceolata H. Perrier

ORCHIDACEAE
Acampe renschania F. Reich.
Angraecum flavidum Bosser
Angraecum praestans Schltr.
Bulbophyllum rubrum Jum. & H. Perrier
Disperis crucifera H. Perrier
Microcoelia perrieri (Finet) Summerh.
Microcoelia physophora (F. Reich.) Summerh.
Oeceoclades analamerensis (H. Perrier) Garay & P. Taylor
Oeceoclades maculata (Lindl.) Lindl.
Oeceoclades spatulifera (H. Perrier) Garay & P. Taylor
Nervilia bicarinata (Baill.) Schltr.
Vanilla humblotii F. Rchb.

PANDANACEAE
Pandanus biceps B.C. Stone & Guillaumet

PASSIFLORACEAE
Adenia firingalavensis (Drake ex Jum.) Harms
Adenia lapiazicola Bardot-Vaucoulon

PEDALIACEAE
Uncarina sp.

POLYGALACEAE
Polygala subdioica H. Perrier

PORTULACACEAE
Talinella sp., B-V 202

RUBIACEAE
Canthium sp., B-V 301
Hymenodictyon sp., B-V 390
Paracorynanthe antankarana Capuron ex J.-F. Leroy
Tarenna sp., B-V 14

RUTACEAE
Zanthoxylum decaryi H. Perrier

SAPINDACEAE
Erythrophysa belini Capuron
Erythrophysa lapiazicola Capuron
Stadmania oppositifolia Lam.

STERCULIACEAE
Hildegardia erythrosiphon (Baill.) Kosterm. subsp. *eriocalyx* Arènes
Nesogordonia ambalabeensis Arènes

TACCACEAE
Tacca ankaranensis Bardot-Vaucoulon
Tacca leontopetaloides (L.) Kuntze

TILIACEAE
Grewia sp., B-V 345

URTICACEAE
Obetia radula (Baker) B.D. Jacks.

VERBENACEAE
Clerodendrum nudiflorum Moldenke
Vitex beraviensis Vatke

VITACEAE
Cissus auricoma Desc.
Cissus microdonta (Baker) Planch.
Cyphostemma sp., B-V 110

ZINGIBERACEAE
Aulotandra humbertii H. Perrier
Aulotandra trigonocarpa H. Perrier

Manuscrit reçu le 24 décembre 1996 ;
version révisée acceptée le 25 février 1997.

Contribution to the study of the Selaginellaceae of Madagascar

Sasa STEFANOVIC & France RAKOTONDRAINIBE
École Pratique des Hautes Études,
Laboratoire de Phytomorphologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
rakotond.@mnhn.fr

KEY WORDS
Selaginella,
Selaginellaceae,
Madagascar.

ABSTRACT
A new species of *Selaginella*, *S. sambiranensis*, from Madagascar is described and illustrated. The taxonomic position and closest relationships are briefly discussed.

MOTS CLÉS
Selaginella,
Selaginellaceae,
Madagascar.

RÉSUMÉ
Une espèce nouvelle de *Selaginella*, *S. sambiranensis*, de Madagascar est décrite et illustrée. La position taxinomique et les relations avec les proches espèces malgaches sont brièvement discutées.

About 700 species have been attributed to the monogeneric family Selaginellaceae. They are widely distributed throughout the world, but the vast majority occur in tropical and subtropical areas. The last complete account of the family in Madagascar and Comoros made by ALSTON (1932) listed 13 species of *Selaginella* occurring in that area. Five additional Malagasy taxa were established, one by TRYON (1955), one by RAUH & HAGEMANN (1991) and three by STEFANOVIC & RAKOTONDRAINIBE (1996). During revision of this family for the Flore de Madagascar et des Comores, necessitaded by the increase in available collections from the last 40 years (specimens have been studied from P, BM), a distinct species was discovered and is described to make the name available for the Flora treatment.

Following the most recent classification of the genus *Selaginella* (JERMY 1986), the new species, *S. sambiranensis*, belongs to the subgenus *Heterostachys* Baker.

The descriptive terms referring to shape, surface and structure of spores follow terminology used by TRYON & LUGARDON (1991).

Selaginella sambiranensis Stefanovic & Rakotondrainibe, **sp. nov.**

Species haec, inter species subgeneris Heterostachys Baker, *habitu ad* S. hildebrandtii A. Braun ex Hieron. *similis, sed apicibus foliorum mediorum acutis (non acuminatis) ab ea differt.*

TYPE.—*Perrier de la Bâthie 8291 bis*, Madagascar, vallée du Marofototra, base du Mt. Bekolosy, massif du Manongarivo, Sambirano, Mar. 1909 (holo-, P; iso-, BM).

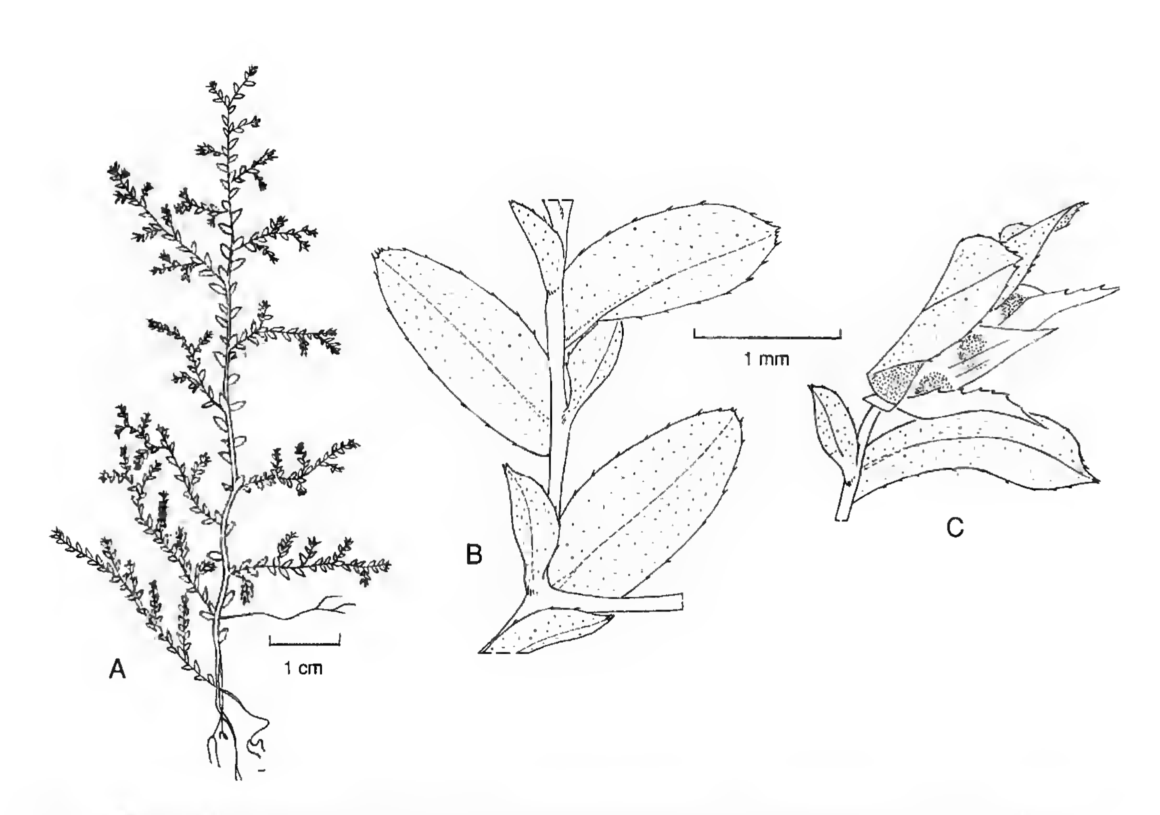
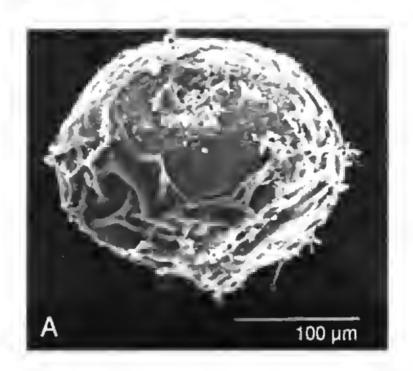


Fig. 1.—***Selaginella sambiranensis*** Stefanovic & Rakotondrainibe: **A**, habit; **B**, enlarged dorsal view showing acute median leaves and denticulate lateral leaves; **C**, strobilus. (*Perrier de la Bâthie 8291 bis*). Drawn by J.-F. DEJOUANET.



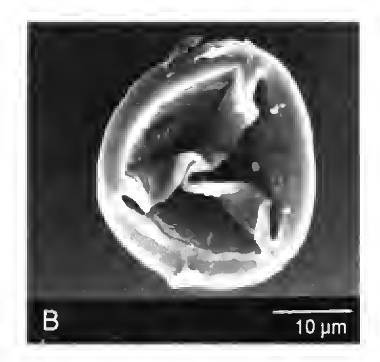


Fig. 2.—Scanning electron (SEM) micrographs of the spores of ***Selaginella sambiranensis***: **A**, megaspore; **B**, microspore. (*Perrier de la Bâthie 8291 bis*).

Plant without rhizome, forming mats. Main steam suberect to erect, 4-10 cm long, outline lanceolate, branched, provided with rhizophores. Branches bifurcated 1-2 times. Rhizophores dorsal, situated in the lower half of the stem, 1-3 cm long and 0.2-0.4 mm in diam., straw yellow to pale green, dichotomizing 2-3 times. Leaves dimorphic, pale green, herbaceous, widely spaced on the main stem, spaced to contiguous toward the extremity of the axes, midrib apparent. Lateral leaves subequal, oblong, 1.2-2.3 × 0.6-1.2 mm, the base unequal and blunt, the apex subblunt to acute, the margin subentire to denticulate all around the leaf. Axilar leaves similar to lateral but equal. Median leaves subequal, ovate-oblong, 0.9-1.3 × 0.4-0.7 mm, the base oblique, the apex acute, non acuminate, the margins denticulate. Strobili solitary, inserted terminally on main stem and branch tips, bilateral, resupinate, 2-4.5 × 1.5-2.5 mm. Sporophylls dimorphic. Dorsal sporophylls oblong-lanceolate, 1-1.5 × 0.4-0.6 mm, keeled, the keel well developed and dentate, the base blunt, the apex subblunt to acute, the margins denticulate. Ventral sporophylls ovate, 0.9-1.1 × 0.4-0.6 mm, slightly or not keeled, the base blunt, apex progressively acuminate, margins dentate-ciliate. Megaspores pale yellow, 180-240 µm in diameter, tetrahedral-globose, trilete, with laesura 3/4 to nearly equal the radius, the surface broken reticulate on both proximal and distal face. Microspores red, 31-32 µm in diameter, tetrahedral-globose, trilete, with laesura equaling the radius, the surface completly laevigate on both proximal and distal face, without any background pattern.—Fig. 1, 2A,B).

Paratypes.—Madagascar: *Decary 2137*, Maromandia, 9 June 1923 (P); *Guillaumet 2170*, Manongarivo, à 15 km environ de la Maevarano ou 70 km d'Antsohihy sur la route d'Ambanja, 2 Aug. 1968 (P); *Perrier de la Bâthie 8275*, bords du Manongarivo, Sambirano, June 1909 (P, BM); *Rakotondrainibe 1131*, massif du Manongarivo, au S d'Ambalafary, sur un plateau, 150-200 m, 1 Apr. 1991 (P); *Rakotondrainibe 1132*, l.c., 29 Mar. 1991 (P).

Distribution and habitat.—All collections are from Domaine Sambirano of northwest Madagascar, Massif de Manongarivo, where this species grows in colonies on rocks in shade, at an elevation of 150-200 m.

Bilateral and resupinated strobili and dimorphic sporophylls place this species, subgenus *Heterostachys* Baker, according to the taxonomic arrangement of the genus *Selaginella* proposed by Jermy (1986).

S. sambiranensis resembles the Comorian species *S. hildebrandtii* A. Braun ex Hieron., which belongs to the same subgenus, in the lanceolate outline of its habit and shape and position of lateral leaves. The two species can be distinguished easily, because the median leaves of the former are acute and denticulate, whereas the latter has acuminate and dentate median leaves. *S. sambiranensis* is characterized by lateral leaves

with both margins subentire to denticulate, while, *S. hildebrandtii* has the acroscopic margin of lateral leaves dentate and the basiscopic margin entire.

The species is named after Domaine Sambirano, the type locality.

Acknowledgments

We are grateful to A. LE THOMAS (Laboratoire de Phytomorphologie, École Pratique des Hautes Études) for support and facilities, critical comments on the manuscript and improvement of the Latin diagnosis. The curator of BM graciously loaned specimens and types, as well the curator of P. The senior author was supported by Open Society Institute Supplementary Grant Program FR-134-95/96YU.

REFERENCES

ALSTON A.H.G. 1932.—Selaginellaceae, in C. CHRISTENSEN (ed.), The Pteridophyta of Madagascar. *Dansk Bot. Ark.* 7: 193-200.

JERMY A.C. 1986.—Subgeneric names in *Selaginella*. *Fern Gaz.* 13: 117-118.

RAUH W. & HAGEMANN W. 1991.—*Selaginella moratii*, spec. nova (Selaginellales), a remarkable new species from Central Madagascar. *Pl. Syst. Evol.* 176: 205-219.

STEFANOVIC S. & RAKOTONDRAINIBE F. 1996.—New taxa and a new rank of *Selaginella* (Selaginellaceae) from Madagascar and the Comoros. *Novon* 6: 203-209.

TRYON A.F. & LUGARDON B. 1991.—*Spores of the Pteridophyta*. Selaginellaceae: 606-621, Springer-Verlag, New York, etc.

TRYON R.M. 1955.—*Selaginella rupestris* and its allies. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 42: 1-99.

Manuscript received 29 August 1996;
revised version accepted November 1996.

Identité de *Aristolochia acuminata* Lam. et de *A. tagala* Cham. (Aristolochiaceae)

Jean BOSSER
ORSTOM, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

MOTS CLÉS
Aristolochia, Aristolochiaceae, Asie, Madagascar.

RÉSUMÉ
Aristolochia acuminata Lam. est une plante asiatique comme l'indiquait LAMARCK et non une plante malgache comme le supposaient BOJER et divers auteurs. *Aristolochia tagala* Cham., décrit des Philippines, est un synomyme de ce nom.

KEY WORDS
Aristolochia, Aristolochiaceae, Asia, Madagascar.

ABSTRACT
Aristolochia acuminata Lam. is, as stated by LAMARCK, an asiatic plant, not a malagasy plant as noted by BOJER and several authors. *Aristolochia tagala* Cham. described from the Philippines, is a synonym.

Aristolochia acuminata a été décrit par LAMARCK (1783). Il est dit « croît en Inde », les échantillons ayant été récoltés par COMMERSON « au Jardin du Roi, Isle de France » où la plante était cultivée.

BOJER (1837) signalait la plante à la Réunion et à Maurice et notait qu'elle venait « sans doute de Madagascar ». À sa suite, de nombreux auteurs ont appliqué ce nom à une espèce malgache (DUCHARTRE 1864 ; BAKER 1877 ; etc.). Malheureusement le matériel malgache ne correspond pas au type de LAMARCK et doit être appelé autrement. Trois noms de DUCHARTRE existent pour cette plante à Madagascar.

CHAMISSO (1832) établissant son *A. tagala*, le rapproche de *A. acuminata* qu'il trouve insuffisamment décrit, et donne un certain nombre de caractères distinctifs d'après l'échantillon *Sieber 230*, Fl. Maurit. II, (spécimens à P, B, Herb. Deless.-G, LE, d'après DUCHARTRE 1864), qu'il pense être *A. acuminata*. Dans sa publication DUCHARTRE assimile aussi cet échantillon à *A. acuminata*. Mais il s'agit en fait d'une espèce différente, à notre avis proche de *A. klossii* Ridl. CHAMISSO n'avait certainement pas pu examiner les échantillons de COMMERSON, types de *A. acuminata*.

DING HOU (1984) met *A. acuminata* (1783) en synonymie de *A. tagala* (1832). Ceci ne peut être accepté que si le nom *A. acuminata* est invalide, ce qui n'est pas le cas. La diagnose de LAMARCK est certes courte mais bien des noms linnéens ou autres ne sont pas plus longuement établis. L'holotype se trouve à P-LA, déterminé par LAMARCK et des isotypes sont à P et P-JU.

L'étude de ces spécimens types et du matériel à notre disposition à P nous a confirmé que *A. acuminata* et *A. tagala* sont bien conspécifiques. L'espèce est très répandue en Asie, de l'Inde à la Chine, jusqu'aux Philippines, aux îles Salomon et à l'Australie. Elle est assez variable quant à la taille et la forme des feuilles, la taille des fruits. Le périanthe de la fleur est toujours extérieurement pubescent mais cette pubescence est plus ou moins longue. La graine est cordiforme, à faces plus ou moins pustuleuses à lisses ou presque ; elle est toujours entourée d'une aile large et fragile.

Le type de LAMARCK, indiqué comme étant originaire de l'Inde, est très proche de certains échantillons de cette région (par ex. : *Hooker f. & Thomson J. 192*, Khasya, K, P). Des spécimens venant de Luzon, Philippines, lieu d'origine du type de *A. tagala*, sont aussi très proches du type de *A. acuminata* (par ex. : *Maximo Ramos 1433*, Aug. 1906, Prov. of Rizal, Luzon, Philippines, P et, pour ce qui est du fruit : *A. D. E. Elmer 5720*, Feb. 1904, Bauang, Prov. of Union, Luzon, Philippines, P).

Aristolochia acuminata Lam.

Encycl. Méth. 1 : 254 (1783). — Type : *Commerson s.n.*, Inde, cultivé au Jardin du Roi, Isle de France (holo-, P-LA ; iso-, P, P-JU 3908).

A. tagala Cham., Linnaea 7 : 207, tab. 5, fig. 3 (1832), *syn. nov.* — Type : *Chamisso s.n.*, Romanzoff Exp., Cavite Prov., Luzon, Philippines (B ?).

RÉFÉRENCES

BAKER J.G. 1877. — *Flora of the Mauritius and the Seychelles* : 322.

BOJER W. 1837. — *Hortus mauritianus* : 277.

CHAMISSO (de) A. 1832. — *Linnaea* 7 : 207, tab. 5, fig. 3.

DING HOU 1984. — *Flora malesiana*, sér. 1, 10 : 94.

DUCHARTRE P.E.S. 1864. — In DC., *Prodr.* 15 (1) : 479-480.

LAMARCK (Monnet de) J.B. 1783. — *Encycl. Méthod.* 1 : 254.

Manuscrit reçu le 15 décembre 1996 ;
version révisée acceptée le 28 février 1997.

Instructions aux auteurs

Adansonia est une revue internationale de biologie végétale, consacrée à l'inventaire, l'analyse et l'interprétation de la biodiversité des Phanérogames. Elle publie des résultats originaux de recherches en botanique, particulièrement en systématique et domaines associés : morphologie, anatomie, biologie, écologie, phylogénie, biogéographie...

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité a priori, devront suivre rigoureusement les instructions aux auteurs et seront adressés à la rédaction :

Adansonia
Laboratoire de Phanérogamie
Muséum national d'Histoire naturelle
16 rue Buffon
F-75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 33 53
Fax : (33) 01 40 79 33 42
e-mail : jeremie@mnhn.fr

Tout manuscrit non conforme aux instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit sera évalué par au moins deux rapporteurs.

Instructions aux auteurs

Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3.5" de format Apple Macintoch ou compatible IBM, qui devra contenir également les tableaux (traitement de texte Word de préférence). Les auteurs devront respecter les règles du *Code International de Nomenclature Botanique*.

Format et structure

Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :

- titre, si possible bref ; un titre courant doit être proposé ;
- nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s) et, si possible, de l'adresse électronique ;
- résumés écrits en français et en anglais, suivis des mots clés et « key words » ;
- dans le texte courant, n'utiliser les italiques que pour les taxons de rangs génériques et infragénériques ;
- dans le texte courant, les références aux auteurs seront en majuscules, ex. : DUPONT (2001), DUPONT (2001, 2002), (DUPONT 2001 ; DURAND & DUPONT 2002), DUPONT (2001 : 12), DURAND & DUPONT (2002, fig. 2) ;
- dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A,D), (Fig. 2, 5), (Fig. 3A, 6B), (Fig. 3-6) ; (Tableau 1) ;
- les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ;
- les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;
- indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations ;
- fournir les légendes des figures sur une feuille séparée.

Illustrations

Les illustrations doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées et, dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C, ...). Les planches photographiques, placées dans le corps de l'article, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une colonne (70 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 mm). Si possible, les légendes et lettrages ne devraient pas figurer sur les originaux. Ils seront disposés sur un calque joint à chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique. Les tableaux et graphiques doivent pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des photographies en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière des auteurs.

Références bibliographiques
CRONQUIST A. 1981. — *An Integrated System of Classification of Flowering Plants.* Columbia University Press, New York.
GEESINK R. 1981. — Tephrosieae : 245-260, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legumes Systematics* 1. Royal Botanic Gardens, Kew.
LEROY J.-F. 1978. — Composition, origin and affinities of the Madagascar vascular flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65 : 535-589.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Pour chaque article, 25 tirés à part seront fournis gratuitement par la rédaction ; des tirés à part supplémentaires pourront être commandés en utilisant un formulaire joint aux épreuves.

Soumettre un article pour publication dans Adansonia implique que celui-ci n'ait pas été soumis dans une autre revue. Les droits de reproduction de l'article, y compris les illustrations, sont réservées à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable, adressée à la rédaction.

Instructions to authors

Adansonia is an international journal of plant biology, devoted to the inventory, analysis and interpretation of Phanerogam biodiversity. It publishes original results of botanical research, particularly in systematics and related fields: morphology, anatomy, biology, ecology, phylogeny, biogeography, etc.

Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly to the instructions to authors, and should be sent to the Editor:

Adansonia
Laboratoire de Phanérogamie
Muséum national d'Histoire naturelle
16 rue Buffon
F-75005 Paris
Tel. : (33) 01 40 79 33 53
Fax : (33) 01 40 79 33 42
e-mail : jeremie@mnhn.fr

Instructions to authors

Manuscripts must be submitted in triplicate in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" Apple Macintoch or IBM-compatible (Word preferently) format, which will also contain any tables. Papers should follow the *International Code of Botanical Nomenclature.*

Format and structure

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:
- a brief title;
- a suggested running head;
- names(s) and given name(s) of author(s), followed by their full professional adress(es) and, if possible, e-mail;
- abstracts (in English and French), with key words and "mots clés";
- text with italicized words only for taxa of generic and sub-generic ranks;
- references to authors in main text should be presented as follows: SMITH (2001), SMITH (2001, 2002), (SMITH 2001; DAVIS & SMITH 2002), SMITH (2001: 12), DAVIS & SMITH (2002, fig. 2);
- references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A,D), (Fig. 3A, 6B), (Fig. 3-6); (Table 1);
- keep acknowledgements short and place them at the end of the text, before references;
- indicate in the margin the suggested placement of illustrations;
- give captions to illustrations on a separate sheet.

Illustrations

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts. Photographs must be high

contrast and be placed on white or black backgrounds. These can be grouped into Figures and identified by letters A, B, C ... Plates will be considered as Figures and numbered as such. Arrange Figures to fit one (70 mm) or two (144 mm) columns. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure. A scale bar is needed for each figure. No diagram or table is to exceed one page.

References

CRONQUIST A. 1981.—*An Integrated System of Classification of Flowering Plants.* Columbia University Press, New York.

GEESINK R. 1981.—Tephrosieae: 245-260, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legumes Systematics* 1. Royal Botanic Gardens, Kew.

LEROY J.-F. 1978.—Composition, origin and affinities of the Madagascar vascular flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 535-589.

Proofs and offprints

Proofs will be sent to the author (or the first author) for correction and must be returned within eight days by priority air mail. Authors will receive twenty-five offprints free of charge; further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

The submission of a manuscript to *Adansonia* implies that the paper is not being offered for publication elsewhere. Copyright of a published paper, including illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Adansonia* should be addressed to the editor.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Éditorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie Durand
28600 Luisant (France)
Dépôt légal : 64881

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution : 10 juin 1997

adansonia 1997 • 19 (1)

Conception Graphique : Isabel Gautray

ISSN (en cours)

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris,
France
Tél. : 33 - 01 40 79 37 00
Fax : 33 - 01 40 79 38 40
e.mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Backhuys Publishers
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tél. : 31 -71- 517 02 08
Fax : 31 -71- 517 18 56
e.mail : backhuys@euronet.nl

